АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

4

АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1977

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 6/I 1977 г. Подписано к печати 24/III 1977 г. Формат бумаги 70×108[1]/16.
Печ. л.10 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.04. Тип. зак. 15.
М-25922. Тираж 2682.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.524.4 (571.513).58.08

А. В. Куминова

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ХАКАСИИ И НЕКОТОРЫЕ ПРИЕМЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

A. V. KUMINOVA. THE STRUCTURE OF KHAKASSIAN VEGETATIONAL COVER AND SOME METHODS OF ITS INVESTIGATION

Изучение растительности Хакасской автономной области, сопровождающееся составлением крупномасштабных карт, позволило дать схему высотной поясности, определить фитоценотическую структуру каждого пояса и участие отдельных фитоценозов в общей мозаике растительного покрова. Разработанные методы графического показа структуры растительного покрова и дифференцированных ареалов фитоценозов помогают выявлению географических и экологических закономерностей, существующих в современном растительном покрове.

При изучении растительности любого района важно выявить не только общий фитоценотический состав, но и распределение фитоценозов в пространстве, занимаемые ими площади и приуроченность к определенному комплексу экологических условий, т. е. изучить структуру растительного покрова определенной территории. Наиболее общие закономерности в растительном покрове проявляются в широтной зональности, отчетливо заметной на сравнительно равнинных пространствах, или в высотной поясности, характерной для горных стран. Чем сложнее природная среда, определяемая в первую очередь степенью пересеченности рельефа, тем разнообразнее растительный покров и тем более детальным должно быть картографирование растительности, для того чтобы показать структуру растительного покрова, существующую в природе.

Опыт работы по изучению растительности в горных районах южной Сибири показывает, что наиболее приближающуюся к действительности картину растительного покрова дает обобщенная крупномасштабная карта растительности, составленная на основании еще более детальных материалов геоботанического картирования при сравнительно небольшой степени генерализации.

При анализе растительного покрова достаточно обширных территорий обобщенная крупномасштабная карта слишком громоздка и требует составления на ее основе более схематизированных материалов. При их схематизации наряду с широко применяемыми приемами составления среднемасштабных и мелкомасштабных карт, картосхем поясности, комплексных профилей, отражающих связь между растительным покровом, рельефом и почвами, достаточно показательными могут быть диаграммы структуры растительного покрова и картограммы дифференцированных ареалов фитоценозов, разработанные нами при анализе растительного покрова Хакасии.

Хакасская автономная область расположена в средней Сибири в юго-западной части Красноярского края. Площадь 61.5 тыс. км^2. Абсолютные высоты местности от 300 до 2800 м. По растительному покрову и комплексу природных условий эта территория характерна для Алтае-

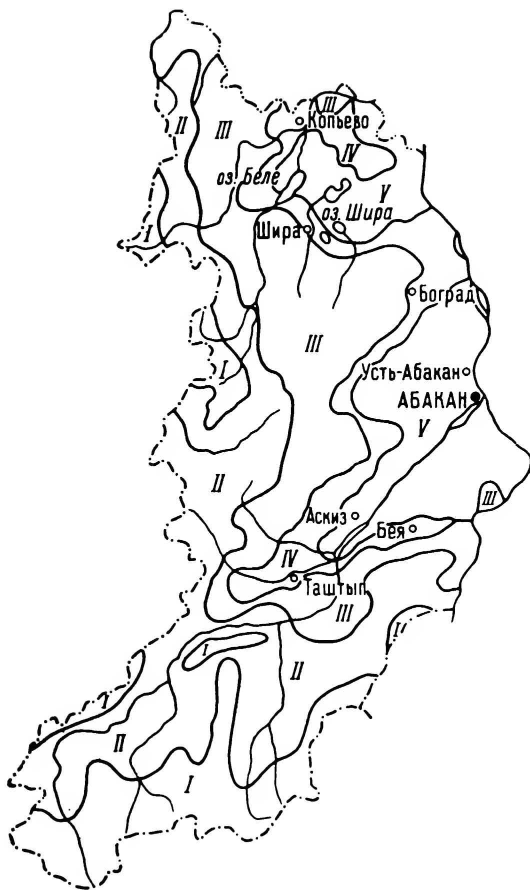


Рис. 1. Схема высотной поясности растительности Хакасии.

I — высокогорный лугово-тундровый пояс, *II* — горно-таежный пояс — темнохвойных лесов, *III* — подтаежный пояс — светлохвойных лесов, *IV* — лесостепной пояс, *V* — степной пояс.

-Саянской геоботанической области, объединяющей горные системы южной Сибири и заключенные между ними межгорные депрессии (Куминова, 1974а).

Крупномасштабное геоботаническое картографирование, проведенное на всей территории Хакасии, позволило выделить высотные пояса растительности и определить их структуру, составить дифференцированные ареалы фитоценозов и провести дробное геоботаническое районирование.

Всего выделено пять высотных поясов растительности: I. высокогорный лугово-тундровый, II. горно-таежный — пояс темнохвойных лесов, III. подтаежный — пояс светлохвойных лесов, IV. лесостепной, V. степной; они занимают соответственно 11.1, 35.6, 18.5, 8.4 и 26.4% территории области (рис. 1).

Высокогорный лугово-тундровый пояс (площадью 6.7 тыс. км^2) занимает вершины хребтов выше верхней границы леса, которая проходит в Западном Саяне на высоте 1700 м над ур. м. (в среднем) и спускается в северной части Кузнецкого Алатау до 1200 м. Вершины основных хребтов превышают 2000 м над ур. м. (наивысшая точка 3129 м). Преобладают высоты 1700—1800 м над ур. м., занятые выровненными поверхностями древнего пенеплена, расчлененного ледниковыми карами. Климат суровый. Осадков 700—1000 мм. Вегетационный период около 80 дней. Безморозного периода фактически нет. Понижение температур ниже 0°, сопровождающееся выпаданием снега, отмечается в любой летний месяц. Здесь характерны начальные стадии почвообразования. Наиболее сформированные маломощные почвы относятся к горно-тундровым и горно-луговым типам.[1] В растительном покрове преобладают высокогорные тундры: моховые, лишайниковые и кустарниковые из *Betula rotundifolia*, *Rhododendron aureum*, *Empetrum nigrum*. Меньшие площади занимают альпийские (*Aquilegia glandulosa*, *Trollius asiaticus*, *Dracocephalum grandiflorum*) и субальпийские (*Rhaponticum carthamoides*, *Geranium albiflorum*) луга. Характерны кедровые и пихтовые редколесья, высокогорные болота из *Carex altaica*, заросли субальпийских кустарников (ерники) и каменистые россыпи, заросшие накипными лишайниками.

В последние годы расширяется использование высокогорной растительности для отгонного выпаса скота. Стихийно ведется заготовка лекарственных растений, особенно золотого корня *Rhodiola rosea* и маральего корня *Rhaponticum carthamoides*.

[1] Данные по характеристике климата и почв горных поясов приведены по материалам Н. М. Чижиковой (1974) и М. Г. Танзыбаева (1974).

Горно-таежный пояс темнохвойных лесов (21.3 тыс. км²) охваты верхние части хребтов Кузнецкого нагорья, но наиболее типичен северного макросклона Западного Саяна. Преобладающие высоты 1000 до 1700 м над ур. м. Рельеф среднегорный, водноэрозионны только в верхних частях хребтов отмечаются древнеледниковые фор Склоны хребтов наиболее крутые в нижней придолинной части.] шины большинства хребтов округло-увалистые. Климат прохладны наиболее влажный. Годовое количество осадков 800—1500 мм. Су температур за вегетационный период 800—1050°, длительность э периода около 100 дней. Преобладают дерново-подзолистые малом ные почвы. В межгорных впадинах развиваются длительно-мерзлот торфяно-болотные почвы.

Растительный покров также характеризуется большой однородност Преобладают темнохвойные таежные моховые леса, среди которых минирует исходная формация полидоминантной кедрово-пихтовой (A sibirica+Pinus sibirica) тайги. Кроме того, выделяются монодоминант формации кедровых, пихтовых и еловых лесов. В наиболее конти тальных районах встречаются таежные моховые леса из *Larix sibi* а в нижней части пояса в циклонических районах — черневая (травя тайга из *Abies sibirica* с хорошо развитым травостоем, включающим моральные реликты.

На больших площадях гарей широко представлены вейниковы высокотравные разнотравные лесные луга. Растительность таеж пояса используется для заготовки древесины, сбора пищевых расте брусники, черники, грибов, черемши *Allium victorialis* и кедрового ор На луговых массивах производится летний отгонный выпас скота.

Пояс подтайги, или подтаежный пояс светлохвойных л (11.1 тыс. км²), в основном занимает среднегорье и низкогорья с прео дающими высотами 800—900 м над ур. м. Наибольшей ширины дости в условиях «дождевой тени» по восточному макросклону Кузнец Алатау и на Батеневском кряже. Рельеф водноэрозионный, со склон значительной крутизны и узкими долинами рек. Климат более мяг чем в таежном поясе. Осадков 500—800 мм. Вегетационный период дней. Сумма температур выше 10° — 1050—1300°. Преобладают се лесные оподзоленные почвы на крутых склонах с маломощным пр лем. При вырубке леса развиваются активные процессы почвенной зии.

Коренная растительность — лиственничные леса из *Larix sibi* реже сосновые (*Pinus sylvestris*) и производные (*Betula pendula*, *Pop tremula*), преимущественно с хорошо развитым травяным покро По пологим склонам и широким долинам рек — парковые лиственнич леса. Южные крутые склоны занимают петрофитные варианты луго степей. Постепенно расширяются площади пахотных земель, исп зуемых преимущественно для посева фуражных культур и многолет кормовых трав.

Широко производится заготовка леса, особенно сосны. Выр занимают большие площади. На них формируются злаковые полид нантные, ежовые, вейниковые лесные луга. Луга и травяные леса исп зуются как сенокосы и пастбища.

Лесостепной пояс (5.0 тыс. км²) охватывает переходную полосу ме горными хребтами и равнинными пространствами Минусинской ко вины. Преобладающие высоты 600—800 м над ур. м. Рельеф пересечен Распределение типов почв и растительности регулируются экспози склонов.

Климат отличается наилучшим для территории Хакасии сочета тепла и влаги. Годовое количество осадков 350—500 мм. Сумма темп тур выше 10° — 1500—1700°. Вегетационный период 145 дней. Пр ладают выщелоченные черноземы и серые лесные оподзоленные по Менее распространены черноземовидные луговые и недоразвитые нистые почвы.

В растительном покрове целинные травянистые и лесные фитоценозы занимают примерно одинаковые площади, располагаясь соответственно по склонам южной и северной экспозиций. Широко распространены луговые степи и остепненные суходольные луга. Лесной компонент составляют березовые, лиственничные, реже сосновые насаждения. По долинам рек — осоково-злаковые луга, низинные травяные болота и заросли кустарников.

Пригодные для распашки места заняты посевами зерновых и кормовых культур. Урожаи устойчивые из года в год. Естественная растительность широко используется как кормовые угодия.

Степной пояс (общая площадь 15.9 тыс. км²). Его средние высотные отметки от 400 до 500 м над ур. м. Амплитуда высот от 300 до 600 м. Климат характеризуется резкой континентальностью, засушливостью. Годовое количество осадков 250—350 мм. Сумма температур выше 10° — 1800—2000°. Продолжительность вегетационного периода 160 дней.

Равнинные пространства древних речных долин и озерных депрессий чередуются с группами сопок, невысокими холмистыми кряжами, часто имеющими куэстообразную форму, и небольшими изолированными горными массивами с отдельными вершинами, достигающими 800—900 м над ур. м. Почвы — обыкновенные и южные черноземы, каштановые, по понижениям рельефа — черноземные луговые и солончаковые.

Среди степной растительности на небольшой площади отмечены опустыненные степи, но преобладают настоящие мелкодерновинные и крупнодерновинные и их петрофитные варианты. Луговые степи смещены на северные склоны и встречаются реже.

Луговой тип растительности представлен как гликофитными, так и галофитными фитоценозами по долинам рек и в приозерных депрессиях. Широко распространены типичные для Хакасии солонцеватые степи и солончаковатые луга с ирисом-пикульником *Iris biglumis*.

Земледельческое освоение степного пояса наиболее значительное. Широко применяется искусственное орошение полей. Основная товарная культура — пшеница. Большие площади занимают кукуруза и люцерна. Степная растительность составляет основу кормовой базы овцеводства.

Для показа структуры отдельных поясов, близкого к отражению действительных взаимоотношений разнообразных выделов растительного покрова, разработана диаграмма структуры растительного покрова Хакасии (рис. 2). Условные знаки расшифровываются в таблице, показывающей порядковые номера выделенных фитоценозов, их названия, определяющие виды и площади.

Диаграмма (рис. 2) отражает общую площадь, занятую растительностью того или иного пояса, основное формационное разнообразие, площади, занятые отдельными формациями (в ряде случаев группами ассоциаций), связь с высотными рубежами в пределах каждого пояса и распределение в зависимости от основных экологических условий.

Каждый высотный пояс показан в виде прямоугольника, общая площадь которого соответствует площади горного пояса. Нижняя рамка соответствует примерно высоте 300 м над ур. м., по направлению к верхней рамке высоты увеличиваются до 2000 м. Расположение выделов в левой стороне диаграммы показывает приуроченность к более сухим и теплым местообитаниям в пределах пояса; продвижение направо связано с распространением растительных сообществ в сторону увеличения влажности. Около крайней левой рамки диаграммы располагаются пионерные группировки, возникающие на крутых южных склонах, наиболее прогреваемых, но находящихся в условиях недостаточного увлажнения на протяжении всех высотных поясов. Около правой рамки расположены болотные фитоценозы, в каждом горном поясе имеющие свои особенности структуры и состава, но наиболее гигрофильные из всех растительных формаций любого пояса. Площади, занятые тем или иным выделом растительности, выдержаны в масштабе (изображенный слева внизу квадрат соответствует 100 км²).

Структура растительного покрова (с цифровыми обозначениями к диаграмме) на рис. 2 *

№№ п/п	Фитоценозы	Площадь, км²
п	Агрофитоценозы (пахотные земли)	8482
	Степи	
1	Опустыненная степь (*Festuca valesiaca*, *Oxytropis oxyphylla*, *Thymus asiaticus*, *Panzeria lanata*, *Kochia prostrata*)	29
2	Мелкодерновинная злаковая настоящая степь (*Festuca pseudovina*, *Koeleria gracilis*, *Stipa decipiens*, *Cleistogenes squarrosa*, *Poa botryoides*, *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*)	2564
3	Крупнодерновинная злаковая настоящая степь (*Stipa capillata*, *Helictotrichon desertorum*, *Carex pediformis*, *Artemisia glauca*)	2197
4	Злаково-разнотравная луговая степь (*Poa stepposa*, *Stipa sibirica*, *S. pennata*, *Pulsatilla patens*, *Bupleurum multinerve*)	1071
5	Осочково-злаковая с пикульником солонцеватая степь (*Agropyron ramosum*, *Lasiagrostis splendens*, *Iris biglumis*, *Carex duriuscula*)	173
6	Петрофитные и псаммофитные варианты настоящих и луговых степей (*Agropyron geniculatum*, *Leucopoa albida*, *Kobresia filifolia*, *Alyssum biovulatum*, *Potentilla acaulis*, *Iris flavissima*, *Elymus giganteus*)	1498
	Леса и кустарники	
7	Лиственничный травяной лес (*Larix sibirica*, *Rhododendron dahuricum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Poa sibirica*, *Aquilegia sibirica*, *Zygadenus sibiricus*, *Anemone crinita*)	5171
8	Лиственничный моховой (таежный) лес (*Larix sibirica*, *Ledum palustre*, *Calamagrostis obtusata*, *Polytrichum commune*, *Ptilium cristacastrensis*)	748
9	Сосновый травяной лес (*Pinus sylvestris*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex macroura*, *Rubus saxatilis*)	1343
10	Сосновый кустарничковый лес (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Cladonia alpestris*)	310
11	Березовый травяной лес (*Betula pendula*, *Calamagrostis arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Iris ruthenica*)	3499
12	Березовый таежный лес (*Betula pendula*, *B. tortuosa*, *Lonicera altaica*, *Aconitum excelsum*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*)	1345
13	Осиновый разнотравно-злаковый лес (*Populus tremula*, *Dactylis glomerata*, *Trollius asiaticus*, *Viola uniflora*)	251
14	Осиновый высокотравный лес (*Populus tremula*, *Milium effusum*, *Athyrium filix-femina*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*)	150
15	Темнохвойная полидоминантная (кедрово-пихтовая) моховая тайга (*Pinus sibirica*, *Abies sibirica* (реже *Picea obovata*), *Lonicera altaica*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Carex iljinii*, *Hylocomium splendens*)	6759
16	Березово-темнохвойная тайга (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Betula pendula*, *Milium effusum*, *Calamagrostis obtusata*, *Pleurozium schreberi*, виды *Polytrichum*)	917
17	Пихтовая моховая тайга (*Abies sibirica*, *Lonicera altaica*, *Vaccinium myrtillus*, *Carex iljinii*, *Pleurozium schreberi*)	1495
18	Лиственнично-темнохвойный лес (*Pinus sibirica* (реже *Abies sibirica*), *Larix sibirica*, *Betula rotundifolia*, *Dasiphora fruticosa*, *Anthoxanthum odoratum*)	466
19	Пихтовая травяная (черневая) тайга (*Abies sibirica* (реже *Populus tremula*), *Poa remota*, *Festuca sylvatica*, *Dryopteris filix-mas*)	1707
20	Еловый заболоченный лес (*Picea obovata*, виды *Salix*, *Dasiphora fruticosa*, *Carex caespitosa*)	502
21	Березово-еловый заболоченный лес (*Picea obovata*, *Betula pubescens*, *B. humilis*, *Aulacomnium palustre*, виды *Drepanocladus*)	284
22	Кедровая моховая тайга (*Pinus sibirica*, *Lonicera altaica*, *Bergenia crassifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*)	2571
23	Кедровый заболоченный высокогорный лес (*Pinus sibirica*, *Betula rotundifolia*, *Sphagnum wulfianum*, *S. angustifolium*)	210
24	Лесо-луговой высокогорный комплекс (*Pinus sibirica*, субальпийское разнотравье)	195

* Латинские названия сосудистых растений приведены по «Флоре СССР», название мхов — по книге Л. В. Бардунова (1974).

продолжение

№№ п п	Фитоценозы	Площадь, км²
25	Лесо-тундровый высокогорный комплекс (*Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium schreberi*, виды *Polytrichum*)	291
26	Прирусловые березовые и тополевые леса и кустарники (*Betula pendula*, *Populus nigra*, *Caragana arborescens*, виды *Salix*, *Dasiphora fruticosa*, *Padus racemosa*, *Ribes hispidulum*)	320
27	Ольховники (*Alnus fruticosa*, *Calamagrostis langsdorffii*)	45
28	Ерники — субальпийские кустарники (*Betula rotundifolia*, *B. humilis*, *Salix glauca*, *Poa sibirica*, *Carex perfusca*, мхи)	60
	Луга	
29	Пойменные и низинные незасоленные луга (*Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Agrostis alba*, *Poa pratensis*, *Deschampsia caespitosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Filipendula ulmaria*, виды *Carex*)	1103
30	Долинные и низинные солончаковые луга (*Hordeum brevisubulatum*, *H. sibiricum*, *Alopecurus ventricosus*, *Beckmannia syzigachne*, *Koeleria delavignei*, *Puccinellia tenuiflora*, *Carex enervis*)	522
31	Суходольные настоящие и остепненные луга (*Calamagrostis epigeios*, *Phleum phleoides*, *Festuca pratensis*, *Poa angustifolia*, *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Geranium pratense*, *Iris ruthenica*, *Aconitum barbatum*)	377
32	Лесные разнотравно-злаковые луга (*Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Trisetum sibiricum*, *Poa sibirica*, *Trollius asiaticus*, *Geranium pseudosibiricum*, *Polygonum bistorta*, *Saussurea controversa*)	1588
33	Лесные высокотравные луга (*Cirsium heterophyllum*, *Bupleurum aureum*, *Heracleum dissectum*, *Aconitum excelsum*)	1860
34	Ежовый лесной луг (*Dactylis glomerata*, *Bupleurum aureum*, *Angelica sylvestris*)	244
35	Вейниковый лесной луг (*Calamagrostis obtusata*, *C. langsdorffii*)	1380
36	Кустарничково-моховые пустоши (*Hylocomium splendens*, *Vaccinium myrtillus*)	160
37	Субальпийские луга (*Rhaponticum carthamoides*, *Euphorbia pilosa*, *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Carex perfusca*)	500
38	Альпийские луга (*Aquilegia glandulosa*, *Trollius asiaticus*, *Viola altaica*, *Sibbaldia macrophylla*)	220
	Болота	
39	Осоковые и тростниковые болота (*Carex caespitosa*, *C. gracilis*, *Bolboschoenus compactus*, *Phragmites communis*)	
40	Залесенные и закустаренные моховые болота (*Betula pubescens*, *Salix sibirica*, *Carex diandra*, *C. inflata*, мхи родов *Tomenthypnum*, *Drepanocladus*)	88
41	Высокогорное осоково-моховое болото (*Carex altaica*, *Allium schoenoprasum*, *Tomenthypnum nitens*)	40
	Тундры	
42	Каменистая и лишайниковая тундра (*Alectoria ochroleuca*, *Festuca supina*, виды *Cladonia*, накипные и листоватые лишайники)	3390
43	Кустарниковая тундра (*Betula rotundifolia*, *Salix vestita*, *Rhododendron aureum*, *Vaccinium myrtillus*)	290
44	Лишайниково-моховая тундра (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, виды родов *Cladonia* и *Cetraria*, *Carex iljinii*)	810
45	Травяно-кустарничковая тундра (*Dryas oxyodonta*, *Empetrum nigrum*, *Festuca supina*, *Carex stenocarpa*)	104
	Несформированная растительность	
46	Сообщества ксеропетрофитов по крутым южным склонам в степном и лесном поясах (*Berberis sibirica*, *Artemisia santolinifolia*, *Sedum hybridum*, *Dracocephalum peregrinum*)	1050
47	Сообщества психропетрофитов на скалах и россыпях высокогорного пояса (*Saxifraga cernua*, *Oxyria digina*, *Stellaria petraea* и др.).	780

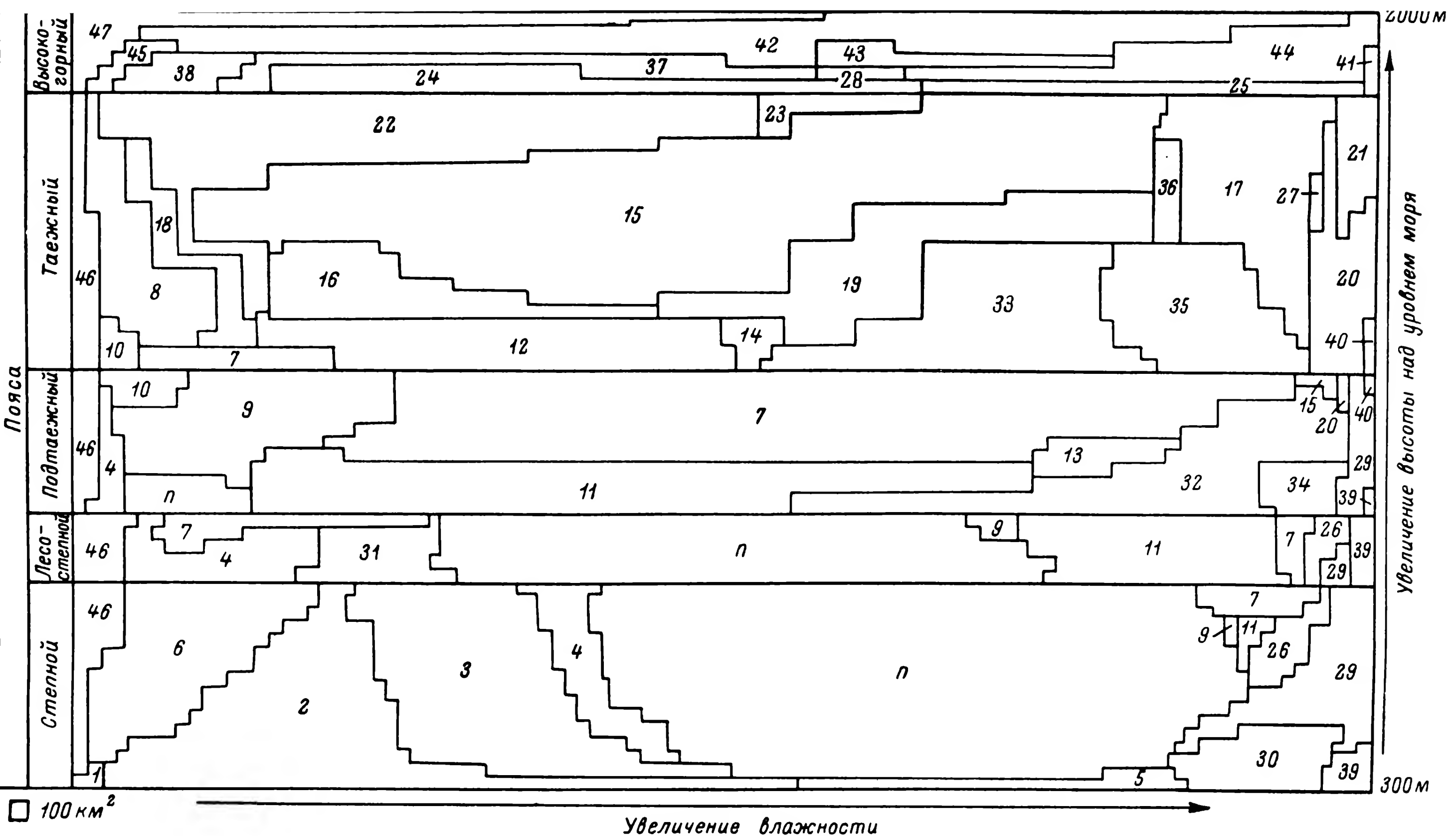


Рис. 2. Структура растительного покрова Хакасии.

1 — опустыненная степь, *2* — мелкодерновинная злаковая настоящая степь, *3* — крупнодерновинная злаковая настоящая степь, *4* — злаково-разнотравная луговая степь, *5* — осочково-злаковая с пикульником солонцеватая степь, *6* — петрофитные и псаммофитные варианты настоящих и луговых степей, *7* — лиственничный травяной лес, *8* — лиственничный моховой (таежный) лес, *9* — сосновый травяной лес, *10* — сосновый кустарничковый лес, *11* — березовый травяной лес, *12* — березовый таежный лес, *13* — осиновый разнотравно-злаковый лес, *14* — осиновый высокотравный лес, *15* — темнохвойная полидоминантная моховая тайга, *16* — березово-темнохвойная тайга, *17* — пихтовая моховая тайга, *18* — лиственнично-темнохвойный лес, *19* — пихтовая травяная (черневая) тайга, *20* — еловый заболоченный лес, *21* — березово-еловый заболоченный лес, *22* — кедровая моховая тайга, *23* — кедровый заболоченный высокогорный лес, *24* — лесо-луговой высокогорный комплекс, *25* — лесо-тундровый высокогорный комплекс, *26* — прирусловые березовые и тополевые леса и кустарники, *27* — ольховники, *28* — ерники, *29* — пойменные незасоленные луга, *30* — долинные и низинные солончаковые луга, *31* — суходольные настоящие и остепненные луга, *32* — лесные разнотравно-злаковые луга, *33* — лесные высокотравные луга, *34* — ежовый лесной луг, *35* — вейниковый лесной луг, *36* — кустарничково-моховые пустоши, *37* — субальпийские луга, *38* — альпийские луга, *39* — осоковые и тростниковые болота, *40* — залесенные и закустаренные моховые болота, *41* — высокогорное осоково-моховое болото, *42* — каменистая и лишайниковая тундра, *43* — кустарниковая тундра, *44* — лишайниково-моховая тундра, *45* — травяно-кустарничковая тундра, *46* — сообщества ксерепетрофитов по крутым южным склонам в степном и лесном поясах, *47* — сообщества психропетрофитов на скалах и россыпях высокогорного пояса, *n* — агрофитоценозы.

По сравнению с обобщенной крупномасштабной картой, включающей 150 выделов растительного покрова, на диаграмме его структуры показано только 48 условных обозначений (из них 47 цифровых). Наибольшее объединение коснулось луговых формаций, которые достаточно четко могут быть показаны только при более крупном масштабе диаграмм.

Основные характерные черты растительного покрова различных высотных поясов на диаграмме его структуры выступают достаточно отчетливо. Для типичных (условно плакорных) местообитаний каждого пояса характерны свои эколого-фитоценотические ряды и ведущие фитоценозы. Степному поясу свойственны абсолютное преобладание степных фитоценозов, особенно в прошлом, до распашки целины, и развитие галофитных сообществ в понижениях рельефа; лесостепной пояс характеризуется примерно равным сочетанием степных и лесных фитоценозов. Коренная растительность подтаежного пояса представлена светлохвойными, преимущественно лиственничными травяными лесами. В горнотаежном поясе абсолютно доминируют темнохвойные леса с занимающей центральное место исходной полидоминантной (кедрово-пихтовой) тайгой и другими формациями темнохвойных лесов, развитие которых связано с изменением экологических условий. Ведущим типом растительности высокогорного пояса являются высокогорные тундры; значительно меньшие площади занимают альпийские и субальпийские высокогорные луга.

Хакасская автономная область в природном и ботанико-географическом отношениях является частью обширной Алтае-Саянской геоботанической области, охватывающей горы и межгорные депрессии южной Сибири и имеющей достаточно многочленный растительный покров. Проведенные в предыдущие годы исследования на территории Алтая, Кузнецкой котловины и ее горного обрамления, правобережья р. Енисея в пределах южной части Красноярского края в настоящее время продолжаются по левобережью Енисея и в бассейне его истоков. Эти исследования с каждым годом пополняют материал для характеристики геоботанической области в целом. Выявляются и конкретизируются общие черты сходства, свойственные растительности всей области; вместе с тем ярче выступают специфические особенности, характерные для единиц районирования более низкого ранга, обусловленные не только закономерными связями растительного покрова со всем комплексом природных факторов конкретных районов, но, вероятно, и историей развития растительности и флоры.

Так, общими для Хакасии и Горного Алтая являются основные формации лесной растительности, характерные и для континентальных, и для более циклонических районов: луга и тундры высокогорного пояса; парковые лиственничные леса и сочетание лиственничных перелесков со степными фитоценозами в лесостепном поясе; степная растительность «островных» степей.

В то же время структура каждого горного пояса, относительное и абсолютное значения отдельных формаций растительности имеют свои отличительные черты. Закономерно, что в растительности высокогорного и лесных поясов Хакасии, искусственно отграниченных от сопредельных территорий административной границей автономной области, проявляется больше сходства как с Алтаем, прилегающим с запада, так и с горами Западного и Восточного Саян, переходящих на правобережье Енисея. Специфические черты в составе растительного покрова проявляются более четко в пределах степей Минусинской котловины, одного из наиболее крупных степных «островов» средней Сибири, со всех сторон окруженного горными поднятиями и изолированного в настоящее время от других степных районов.

Мы не даем здесь детального анализа сходства и различия структуры растительного покрова степного пояса межгорных депрессий, но можно указать хотя бы на две характерные черты растительности степей, подмеченных уже давно исследователями Хакасии. Первая — это широкое

развитие на этой территории полидоминантных степных фитоценозов, основу которых составляют мелкодерновинные степные злаки, в свое время описанные В. В. Ревердатто под названием «четырехзлаковой степи». Дело здесь, конечно, не в количестве злаков-доминантов, хотя на слабо нарушенных антропогенным воздействием участках эдификаторами действительно выступают *Festuca pseudovina* (реже *F. valesiaca*), *Koeleria gracilis*, *Stipa decipiens* и *Cleistogenes squarrosa*, а во всем строе фитоценозов, в их жизненной ритмике, в гармонии со всем экологическим комплексом среды.

Второй чертой, характерной для ландшафта левобережной (Хакасской) части Минусинской котловины, являются обширные площади, занятые фитоценозами с доминантом пикульником *Iris biglumis*. Ареал этого вида далеко выходит за пределы Хакасии. Он встречается в южном Забайкалье, в Туве, на юго-восточном Алтае, но нигде фитоценозы с его участием не имеют такого большого ландшафтного значения.

Особенности растительного покрова можно полнее всего выявить, если рассматривать не только его общую картину, но также характер распространения и экологической приуроченности отдельных формаций, групп ассоциаций и даже ассоциаций, если они получили отражение на крупномасштабной карте растительности.

Диаграмма структуры растительного покрова достаточно четко подчеркивает основные закономерности распределения растительности в пределах высотных поясов, а также на всей территории Хакасской автономной области. Однако она не дает достаточно точного представления о географии отдельных фитоценозов.

С целью выявления географического распределения фитоценозов (таксономических единиц любого ранга, отраженных на крупномасштабной карте растительности) и одновременного показа их значения в общей мозаике растительности нами был разработан прием составления дифференцированных ареалов, основанный на методе квадратов (Куминова, 1974б).

Для этой цели бланковая карта изучаемой территории была разграфлена на сеть равновеликих квадратов. При установлении величины квадрата мы руководствовались положениями, высказанными А. И. Толмачевым (1931, 1959) для определения участка конкретной флоры: участок (квадрат) должен быть достаточно мал, чтобы не выходить за пределы данного ландшафта, но в то же время достаточно велик, чтобы включить в себя все основные звенья этого ландшафта. Таким образом, при выборе величины наименьшего квадрата лимитирующими оказались наиболее выровненные территории межгорных депрессий, характеризующиеся большей однородностью растительного покрова. Накладывая сетки с квадратами разного размера на обобщенную крупномасштабную карту растительности, мы установили, что оптимальная площадь квадрата — 100 км^2. Вся карта Хакасии была разделена на 600 квадратов.

Условные знаки показывают не только наличие в пределах определенного квадрата данного фитоценоза, но и степень его участия в составе растительного покрова. Мы различаем 5 градаций: 1) выдел занимает более $^3/_4$ площади, 2) более $^1/_2$, 3) более $^1/_4$, 4) менее $^1/_4$, 5) встречается единично в виде одного-двух небольших контуров.

Таким образом, в пределах каждого квадрата, а затем и на всей площади ареала можно выделить участки: 1) с абсолютным и относительным доминированием данного фитоценоза в составе растительного покрова; 2) с содоминированием его с другими фитоценозами; 3) с его второстепенным участием или наличием вследствие каких-то причин только на очень ограниченной площади, когда он вкраплен в растительный покров, образованный другими фитоценозами.

На рис. 3, *а—с* показаны ареалы фитоценозов Хакасии. Высокогорные тундры (*а*), высокогорные альпийские и субальпийские луга (*б*) наиболее широко распространены в южной части области по хребтам Западного Саяна и менее — в Кузнецком Алатау. Распространение темнохвойной

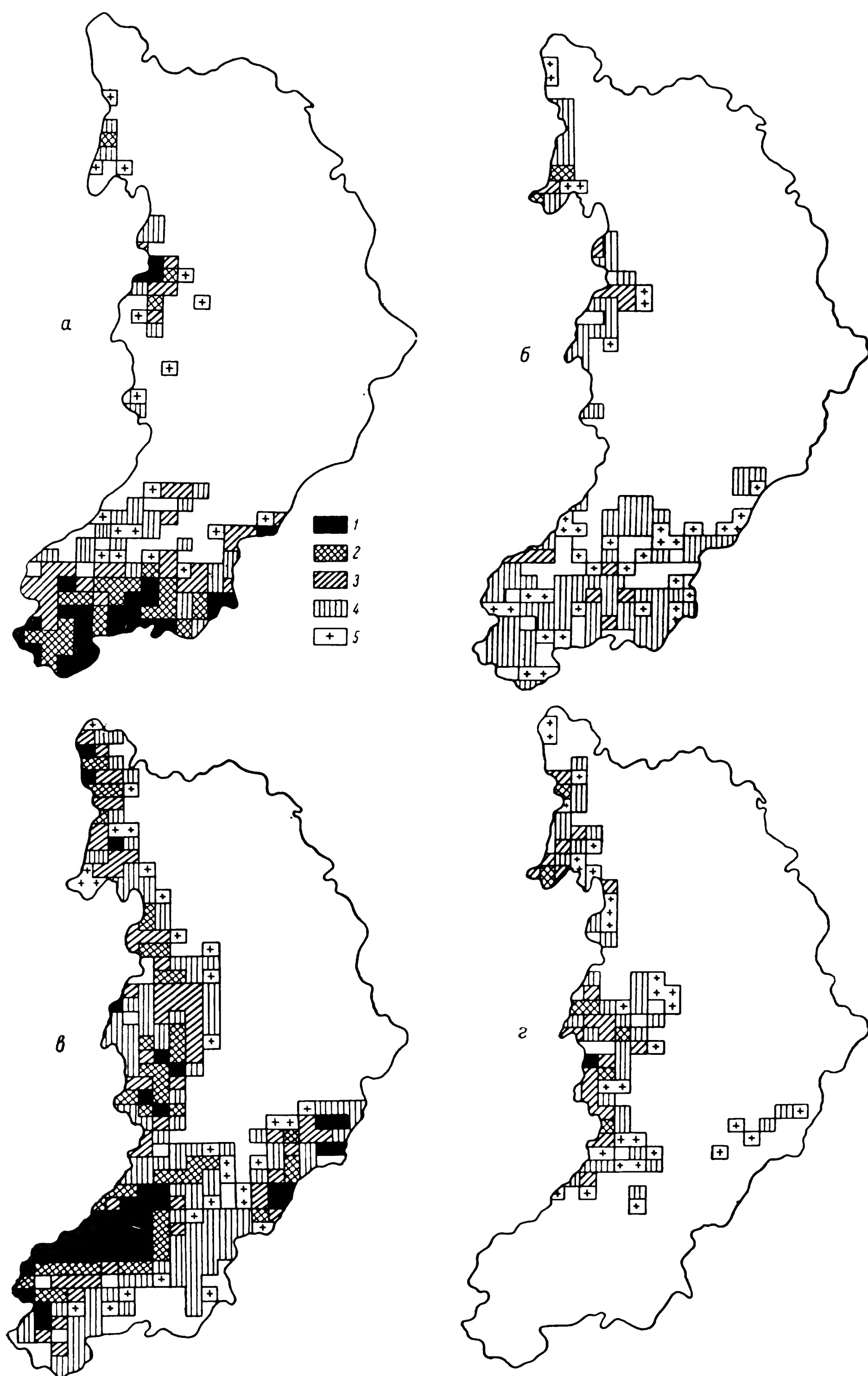


Рис. 3. Дифференцированные ареалы фитоценозов.

1 — фитоценоз занимает больше $^3/_4$ площади квадрата, *2* — больше $^1/_2$, *3* — больше $^1/_4$, *4* — меньше $^1/_4$, *5* — встречается один-два небольших участка.
а — высокогорная тундра (№№ 42—45 в табл. 1), *б* — высокогорные (альпийские и субальпийские) луга (№№ 37 и 38), *в* — темнохвойная полидоминантная (кедрово-пихтовая) моховая тайга (№ 15), *г* — пихтовая травяная (черневая) тайга (№ 19).

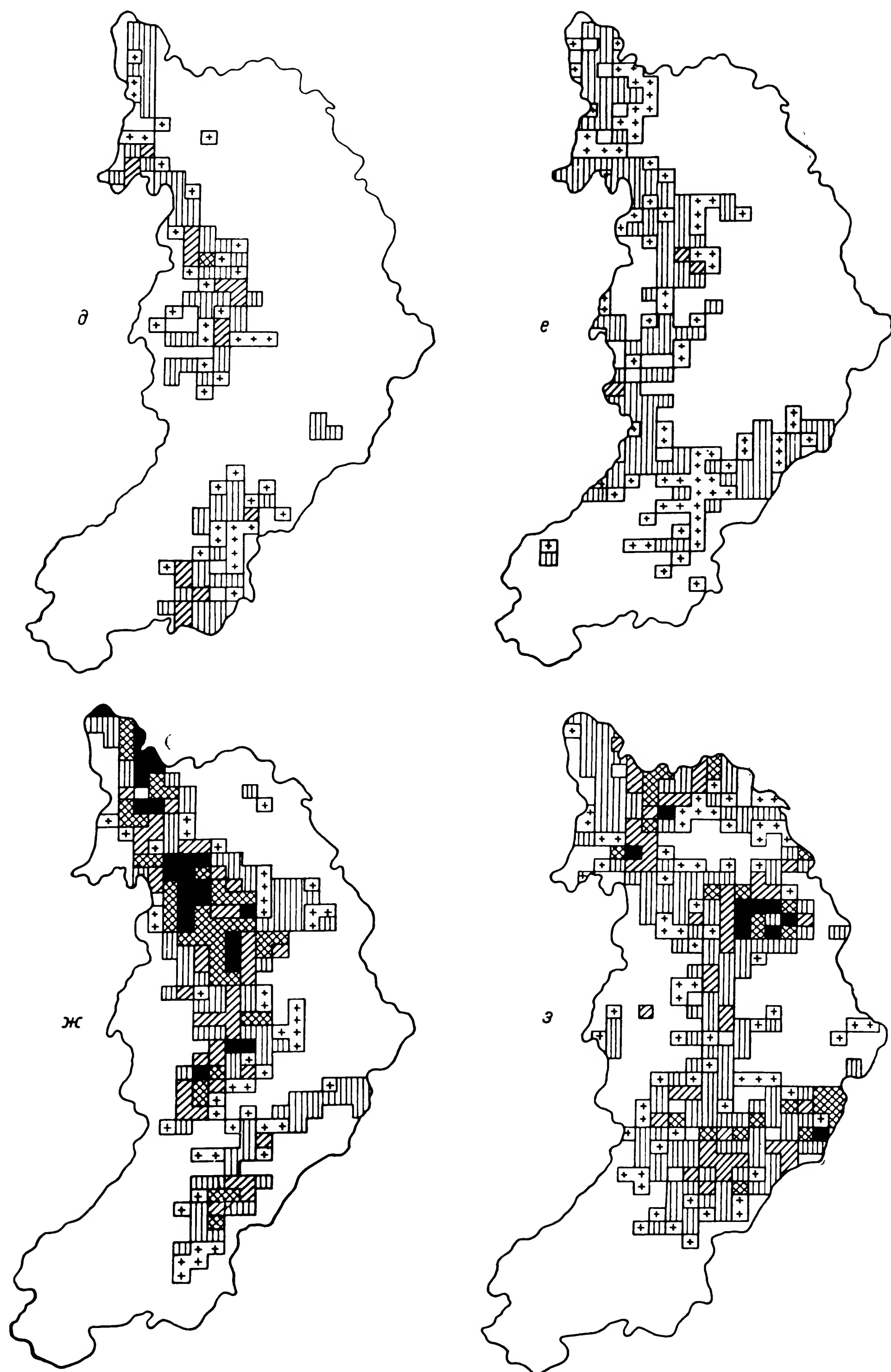


Рис. 3 (*продолжение*).

д — лиственничная моховая тайга (№ 8), *е* — заболоченный березово-еловый лес (№№ 20 и 21), *ж* — лиственничный травяной (подтаежный) лес (№ 7), *з* — березовый травяной лес (№ 11).

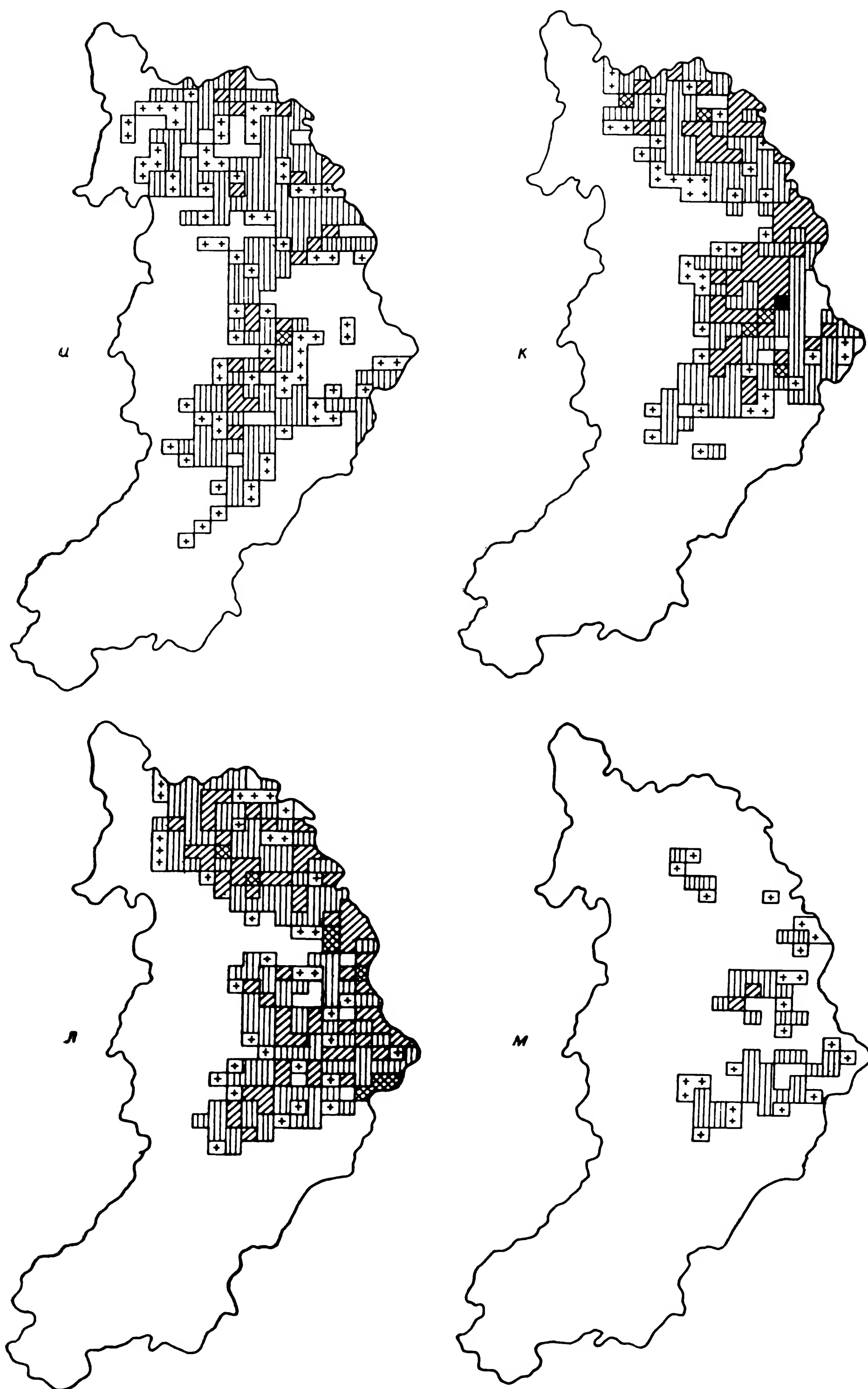


Рис. 3 (*продолжение*).

и — луговая степь (№ 4), *к* — крупнодерновинная злаковая настоящая степь (№ 3), *л* — мелкодерновинная злаковая настоящая степь (№ 2), *м* — солонцеватая степь (№ 5).

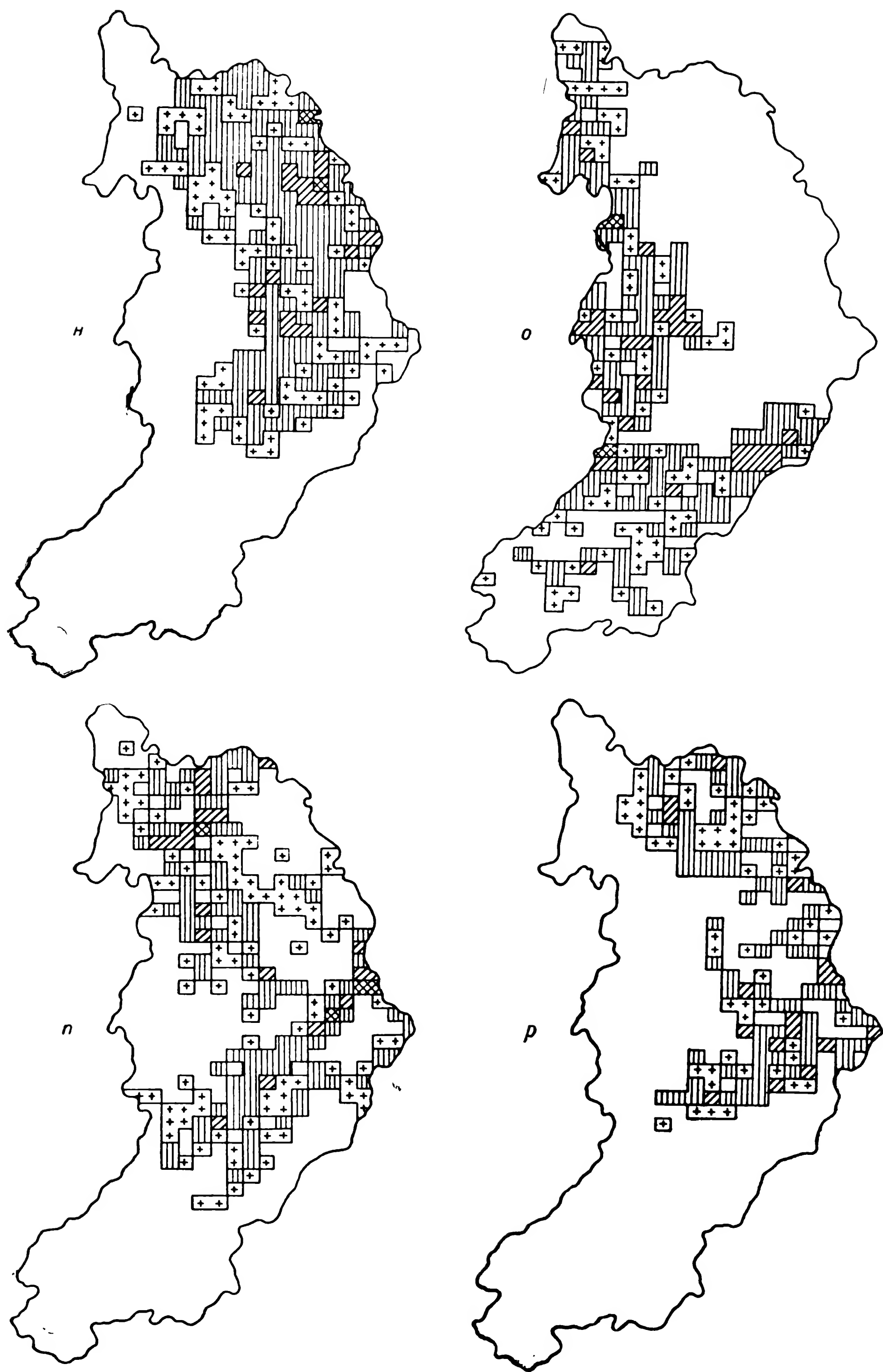


Рис. 3 (*продолжение*).

н — петрофитные и псаммофитные варианты настоящих и луговых степей (№ 6), *о* — лесные высокотравные луга (№ 33), *п* — пойменные и низинные луга на незасоленных почвах (№ 29), *р* — долинные и низинные солончаковые луга (№ 30),

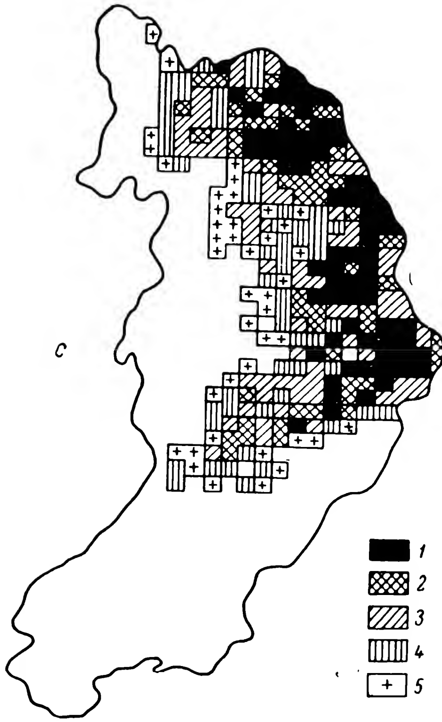


Рис. 3 (*продолжение*).
с — агрофитоценозы (*п*).

кедрово-пихтовой (*в*) и черневой (*г*) тайги, а также еловых заболоченных лесов (*е*) типично для горно-таежного пояса. Лиственничная моховая тайга (*д*) на территории Хакасии имеет два разобщенных участка ареала в пределах горно-таежного пояса, но в более континентальных районах, тогда как лиственничные травяные леса (*ж*) выступают как коренная формация подтаежного пояса. Интенсивная вырубка коренных лиственничных и сосновых лесов подтайги привела к широкому распространению фитоценозов березового травяного леса (*з*), являющегося также одним из основных звеньев растительности лесостепного пояса.

Группа картограмм (*и—н*) отражает распространение и значение в растительном покрове луговых, настоящих крупнодерновинных, настоящих мелкодерновинных и солонцеватых степей, а также петрофитных вариантов настоящих и луговых степей. С растительностью таежного пояса связаны высокотравные лесные луга (*о*), а из границы степного пояса почти не выходят низинные солончаковые луга (*р*). Пойменные и низинные луга на незасоленных почвах (*п*) нестрого приурочены к высотным поясам и имеют наибольшую плотность по долинам крупных рек. Показателен также ареал агрофитоценозов (*с*), в основном сконцентрированных в степном и лесостепном поясах, там, где в доагрикультурный период были целинные степи, но продвигающихся и на участки раскорчеванных лесов в более высокие пояса растительности.

Сравнение картограмм позволяет выделить 4 структурные группы ареалов: изолированные, совпадающие, перекрывающиеся и внедряющиеся. Изолированными являются ареалы формаций высокогорных тундр (*а*), альпийских и субальпийских лугов (*б*), с одной стороны, и ареалы настоящих степей (*к*, *л*), культурной растительности (*с*) и солончаковых лугов (*р*), с другой. Они не соприкасаются между собой даже в крайних точках, и между их границами расположены значительные пространства, характеризующиеся отсутствием фитоценозов той или другой группы. В то же время ареалы, относящиеся к той или другой группе, являются совпадающими, хотя линии их границ, их величина и форма, так же как и внутриареальная насыщенность, могут значительно различаться. Наложение ареалов происходит на таких участках территории, где комплекс природных условий определяет наличие разных экологических ниш и, следовательно, распространение взаимоисключающих фитоценозов.

Перекрывающиеся ареалы характерны для коренных и производных лесных формаций. Примером могут быть ареалы коренной формации подтайги — лиственничного травяного леса (*ж*) и возникшего в основном на его месте березового травяного леса (*з*).

Внедряющиеся ареалы характеризуются наличием изолированных местонахождений фитоценозов среди чуждой для них растительности, и в каждом случае требуется выяснение конкретных причин их возникновения. Ярким примером такого типа может быть южная часть ареала

лиственничной моховой тайги (*д*), расположенная на северном макросклоне Западного Саяна с характерным для него циклоническим климатом. Внедрение лиственницы в пояс темнохвойных лесов, по-видимому, произошло сравнительно недавно в связи с поднятием меридиональных отрогов осевого хребта Западного Саяна и последующей континентализацией климата в бассейне р. Оны.

Ареалы фитоценозов, так же как ареалы видов или других таксонов при флористическом исследовании, имеют самостоятельное значение для выяснения географии фитоценозов; это необходимо, например, при монографической характеристике формаций или других таксономических единиц растительности. Но, кроме того, составление картограмм дифференцированных ареалов может использоваться в качестве рабочего приема при разнообразных работах, связанных с изучением растительного покрова. Для решения многих вопросов дифференцированные ареалы надо сравнивать между собой, налагая картограммы друг на друга, для чего они должны быть выполнены на прозрачной основе.

Таким образом, на каждом конкретном участке могут быть выяснены следующие вопросы: установлены закономерные сочетания фитоценозов; выявлены степень нарушенности коренного растительного покрова и сукцессионные ряды на данной территории; определены конкретные участки для целей более детального исследования, создания заповедников, того или иного вида хозяйственного использования и т. д. Наложение ареала фитоценоза на климатическую, гипсометрическую, геоморфологическую или почвенную карту того же масштаба поможет в определении его экологической амплитуды. В свою очередь ареалы фитоценозов, особенно тесно связанных с определенными экологическими условиями, помогут при составлении картографических материалов по другим звеньям природного комплекса.

Ареалы фитоценозов, выполненные таким методом, могут сыграть особую роль для определения границ регионов при дробном геоботаническом районировании. Границы районов в большинстве случаев не совпадают с границами ареалов каких-либо фитоценозов, так как на пределах своего распространения фитоценозы переходят в разряд второстепенных звеньев растительного покрова. Поэтому границы районов должны проходить по наружным ребрам тех квадратов (рис. 3), в которых еще сохраняется доминирование фитоценозов, типичных для данного района, определяющих характерные черты его растительного покрова.

Составление диаграмм структуры и дифференцированных ареалов оказывает большую помощь при анализе растительного покрова, выявлении его особенностей и сравнении с другими районами.

ЛИТЕРАТУРА

Б а р д у н о в Л. В. (1974). Листостебельные мхи Алтая и Саян. — К у м и н о в а А. В. (1974а). Краткий очерк растительности. В кн.: Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области. — К у м и н о в а А. В. (1974б). Дифференцированные ареалы фитоценозов. Тр. Инст. геогр. Сибири и ДВ, 45. — Т а н з ы б а е в М. Г. (1974). Почвы. В кн.: Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области. — Т о л м а ч е в А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. Бот. ж., 16, 1. — Т о л м а ч е в А. И. (1959). Изучение флоры при геоботанических исследованиях. Полев. геобот., 1. — Ч и ж и к о в а Н. М. (1974). Климат. В кн.: Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области.

Центральный Сибирский
ботанический сад АН СССР,
Новосибирск.

Получено 29 XII 1975.

SUMMARY

According to the character of vegetational cover and the complex of natural conditions, Khakassia is regarded as a part of the Altai-Sajan geobotanical region which unites mountain systems and intermountain depressions of South Siberia.

Large-scale maps of vegetation elaborated for the whole territory of Khakassia made it possible to separate altitudinal belts of vegetation, to determine their structure and to distinguish differentiated areas of phytocoenoses.

As much as 5 altitudinal belts have been distinguished: high-mountain meadow-tundra; mountain taiga, or the belt of dark coniferous forest; subtaiga, or the belt of light coniferous forests; forest-steppe and steppe belts. The belts occupy correspondingly 11. 1, 35.6, 18.5, 8.5 and 26.4 percent of the territory of a region.

To show the structure of various belts close to the reflection of actual relationships in the vegetation, the diagram of the structure of vegetation cover of Khakassia has been worked out. It shows the general area occupied by vegetation of this or that belt, the main formation diversity, areas occupied by separate formations (sometimes by groups of associations), the connection with altitudinal border within the limits of each belt and the distribution of vegetation dependent on the main ecological conditions.

To clarify the phytocoenoses distribution and, at the same time, its role in the composition of vegetational cover the cartograms of differential areas have been composed. For this purpose the method of squares has been used.

УДК 581.44+581.46]576.1

З. Т. Артюшенко

РОЛЬ СИНДЕСМИИ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ СОЦВЕТИЯ ЦЕНОСОМЫ

Z. T. ARTYUSHENKO. THE ROLE OF SYNDESMIA IN THE FORMATION OF COENOSOMA INFLORESCENCE

Обсуждается эволюционное преобразование сложных цимоидных соцветий в более простые, формирующиеся в результате процессов редукции и срастания. Вследствие синдесмии возникает особый тип соцветия — ценосома, которая характерна для семейств *Moraceae*, *Urticaceae* и *Ehretiaceae*. Автор приводит ряд примеров, свидетельствующих о том, что упрощение соцветий путем редукции произошло во многих таксонах. Даны также примеры формирования ценосом у однодольных.

Метатопии, т. е. смещение частей соцветий, играют значительную роль в их формировании в ходе эволюции. Шимпер (Schimper, 1829) описал два типа метатопий — рекаулесценцию и конкаулесценцию. Позже Тролль (Troll, 1964) обнаружил еще два типа метатопий — анафизу и синдесмию. Суть этих явлений состоит в следующем.

Рекаулесценция проявляется в тех случаях, когда растущие из пазухи листа или прицветника цветок или соцветие срастаются на определенном участке с основанием листа; вследствие этого они кажутся расположенными на листе. При этом рекаулесценция может быть прогрессивной, если она усиливается к верхушке соцветия, и регрессивной, когда она уменьшается к его верхушке. Примерами, иллюстрирующими это явление, могут служить *Chimaphila umbellata* (L.) Barton, *Delphinium elatum* L., *Samolus valerandii* L. и др. (рис. 1, *1*).

При конкаулесценции пазушная цветочная почка с находящимися в ней цветком или соцветием срастается и растет вместе с расположенным над ней междоузлием. Конкаулесценция обычно усиливается по направлению к верхушке соцветия. Это явление можно часто наблюдать у *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, у которой в результате этого процесса боковое соцветие смещается из пазухи прицветного листа (рис. 1, *2*).

При анафизе лист, несущий в пазухе цветок или соцветие, срастается с ним и с главной осью соцветия и в результате роста выносится вверх по оси над позже возникающими членами соцветия (рис. 1, *3*). Для иллюстрации явления анафизы Тролль приводит соцветия *Tilia* L.

При синдесмии имеют место одновременно рекаулесценция и конкаулесценция, когда пазушные цветки или соцветия срастаются с листом, в пазухе которого они возникли, и с цветочной осью. Поскольку синдесмия встречается у цимоидных соцветий, в этот процесс срастания вовлекаются все ответвления цимоидов. При преобладании конкаулесценции соцветие имитирует кистевидное, колосовидное или головчатое, при преобладании рекаулесценции соцветие имеет уплощенную структуру (рис. 1, *4—8*).

Метатопии можно наблюдать у соцветий разных типов, но, как правило, они не изменяют сущности их структуры, а лишь приводят к отклонениям от нормы. Однако у ряда соцветий эти явления имеют постоянный характер, обусловливающий их структуру, как, например, у соцветия *Tilia*, возникшего в результате анафизы.

В результате синдесмии, т. е. конкаулесцентно-рекаулесцентных процессов, формируется также особый тип соцветия, которое Тролль

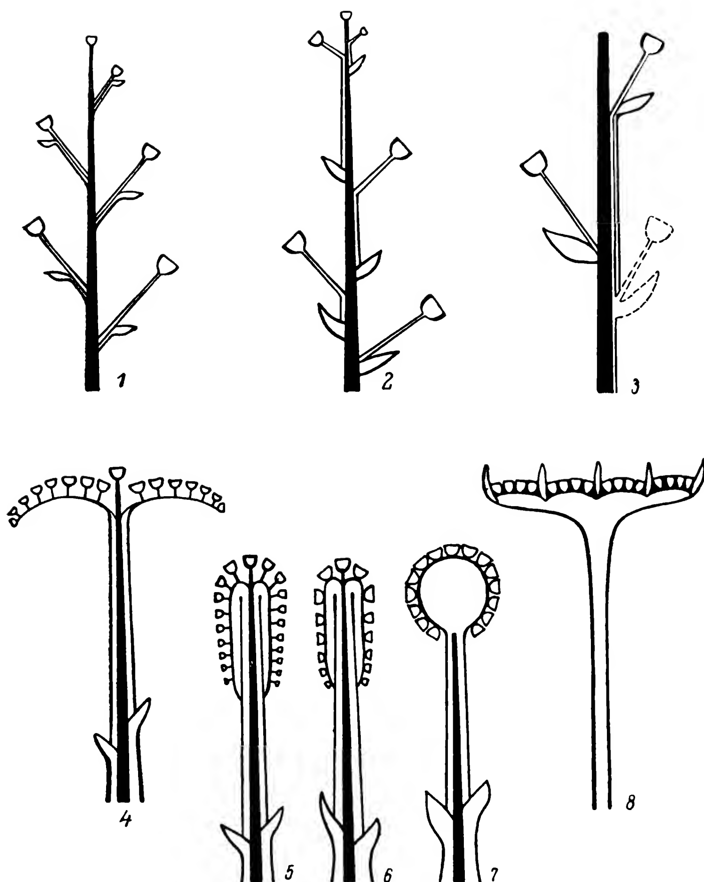


Рис. 1. Схематическое изображение метатопий в соцветиях.

1 — рекаулесценция; 2 — конкаулесценция; 3 — анафиза; 4—8 — синдесмия (5 — кистевидная ценосома, 6 — колосовидная, 7 — головковидная, 8 — блюдцевидная).

(1964) назвал «ценос» (coenos). Оно представляет собою компактное тело, состоящее из сросшихся осей соцветия различного порядка и прицветников, на котором располагаются цветки. Формируется оно только из цимоидных соцветий. Такого рода соцветия встречаются в ряде семейств, но наиболее характерны для *Moraceae* Link, *Urticaceae* Juss. и *Ehretiaceae* Mart.

В ходе подготовки к печати выпуска «Атласа по описательной морфологии высших растений», посвященного соцветию, мы были вынуждены изменить название этой категории соцветий, данное Троллем, так как в латинском языке нет эквивалента названию ценос (coenos) в мужском роде, а есть лишь в женском — ценосома (coenosoma). В дальнейшем мы и будем пользоваться этим термином.

Ценосомы у *Moraceae*, *Urticaceae* и *Ehretiaceae* достаточно хорошо изучены и подробно описаны в специальных работах (Mez, 1890; Голенкин, 1895а, б; Engler, 1898; Bernbeck, 1932; Troll, 1964). В данной статье мы пытались показать пути преобразования соцветий в ценосомы в пределах указанных семейств. С этой целью нами были изучены специальная литература, гербарий и коллекции живых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Цимоидность парциальных соцветий у *Moraceae* долгое время подвергалась сомнению. Но уже М. И. Голенкин (1895а) высказал мысль, что хотя соцветия *Moraceae* не имеют явных цимоидов, изучение их онтогенеза и сравнение с соцветиями близкого семейства *Urticaceae* позволяют согласиться с тем, что произошли они из цимоидных соцветий. Позже

Бернбек (Bernbeck, 1932) показал, что у *Moraceae*, как и у *Urticaceae*, парциальные соцветия — цимоиды; однако уплощение осей, срастание их друг с другом и с прицветниками, т. е. явления синдесмии, нарушают нормальный ход их развития.

Соцветия *Moraceae* при их описании называют кистью, колосом, головкой, лепешкой, чашей, гипантодием или сиконом в зависимости от расположения цветков и формы соцветия. В большинстве случаев они однополые или смешанные (андрогинные), несущие тычиночные и пестичные цветки. И тем и другим свойственны явления редукции и срастания осей разных порядков. Это можно показать на тычиночных (рис. 2, *1—7*) и пестичных (рис. 2, *8—11*) соцветиях *Moraceae*.

Сильно разветвленное тычиночное соцветие, у которого явления редукции выражены лишь в парциальных соцветиях, свойственно *Myrianthus arboreus* Beauv. (рис. 2, *1*); редуцированные цимоиды в виде двойных и тройных колосовидных парциальных соцветий располагаются на осях 3-го и 4-го порядков. При редукции осей 3-го и 4-го порядков и укорочении осей 2-го порядка возникает соцветие, несущее на коротких боковых осях несколько колосовидных соцветий; такое соцветие характерно для *Malaisia tortuosa* Blanco (рис. 2, *2*). Дальнейшая редукция осей 2-го порядка приводит к тому, что колосовидные соцветия располагаются пучком непосредственно на главной оси соцветия (рис. 2, *3*). *Malaisia blancoi* Elm. иллюстрирует такого рода случай.

При уменьшении числа парциальных соцветий в пазухах листьев главной оси соцветия остаются одиночные сидячие колосовидные соцветия, как например, у *Paratrophis philippiensis* Vill., *Trophis americana* L. и *Allaeanthus annotinus* Hook. f. (рис. 2, *4*).

При синдесмии в процессе развития соцветия все оси и прицветники цимоидов, расположенных на конечных ответвлениях, срастаются; вследствие этого образуется разветвленное соцветие, несущее на конечных ответвлениях ценосомы. Такой тип соцветия свойствен *Musanga cecropioides* R. Br. (рис. 2, *5*). В дальнейшем процессы редукции и синдесмии протекают, по-видимому, одновременно, в результате чего возникают упрощенные соцветия, несущие в пазухах листьев главной оси соцветия одиночные ценосомы (рис. 2, *6*, *7*). Такие соцветия характерны для *Maclura aurantiaca* Nutt., *Artocarpus integer* (Thunb.) Merill, *Morus alba* L. и др. Бывают переходы от одной формы ценосомы в другую, например у *Maclura aurantiaca* можно встретить удлиненные и округлые ценосомы с тычиночными цветками.

Пестичные соцветия *Moraceae* подвержены процессам редукции и синдесмии в большей степени, чем тычиночные. Разветвленные соцветия, несущие на концах ценосомы, можно видеть у *Allaeanthus annotinus* Hook. f. и *Malaisia tortuosa* (рис. 2, *8*). Дальнейшее усиление процессов редукции и синдесмии приводит к тому, что на главной оси соцветия располагаются одиночные ценосомы в кисти или в колосе. Примерами могут служить *Musanga cecropioides*, *Morus alba*, *Maclura aurantiaca*, *Artocarpus integer* и др. (рис. 2, *9—11*).

Андрогинные соцветия представлены только ценосомами, которые свойственны родам *Dornstenia* L. и *Ficus* L. (рис. 3, *2*, *3*).

Соцветия *Dornstenia* состоят из немногочисленных пестичных цветков, окруженных тычиночными; у *Ficus* в функционально тычиночных соцветиях в их нижней части закладываются пестичные, в верхней — тычиночные цветки. Однако пестичные цветки не оплодотворяются.

В пестичных соцветиях образуются только пестичные цветки.

Своеобразный тип андрогинного соцветия характерен для *Antiaris toxicaria* Lesch. В нижней части оси соцветия расположены ценосомы с тычиночными цветками, в верхней — отдельные пестичные цветки (рис. 3, *1*). Хатчинсон (Hutchinson, 1969) считает, что это соцветие дает представление об его эволюционном преобразовании в соцветие *Ficus*. Можно представить следующий ряд редукционно-синдесмических преобразований соцветий типа *Antiaris toxicaria* в тип *Ficus*. Тычиночные цено-



Рис. 2. Преобразование разветвленных соцветий *Moraceae* в ценосомы.

1 — плейотирс — *Myrianthus arboreus*; *2* — кистевидный тирс — *Malaisia tortuosa*; *3* — колосовидный тирс — *M. blancoi*; *4* — упрощенный колосовидный тирс — *Allaeanthus annotinus*; *5* — плейотирс с головковидными тычиночными ценосомами — *Musanga cecropioides*; *6* — тычиночная ценосома — *Maclura aurantiaca*; *7* — тычиночная ценосома — *Artocarpus integer*; *8* — пестичная ценосома — *Malaisia tortuosa*; *9* — пестичная ценосома — *Morus alba*; *10* — пестичная ценосома — *Maclura aurantiaca*, *11* — пестичная ценосома — *Artocarpus integer*.

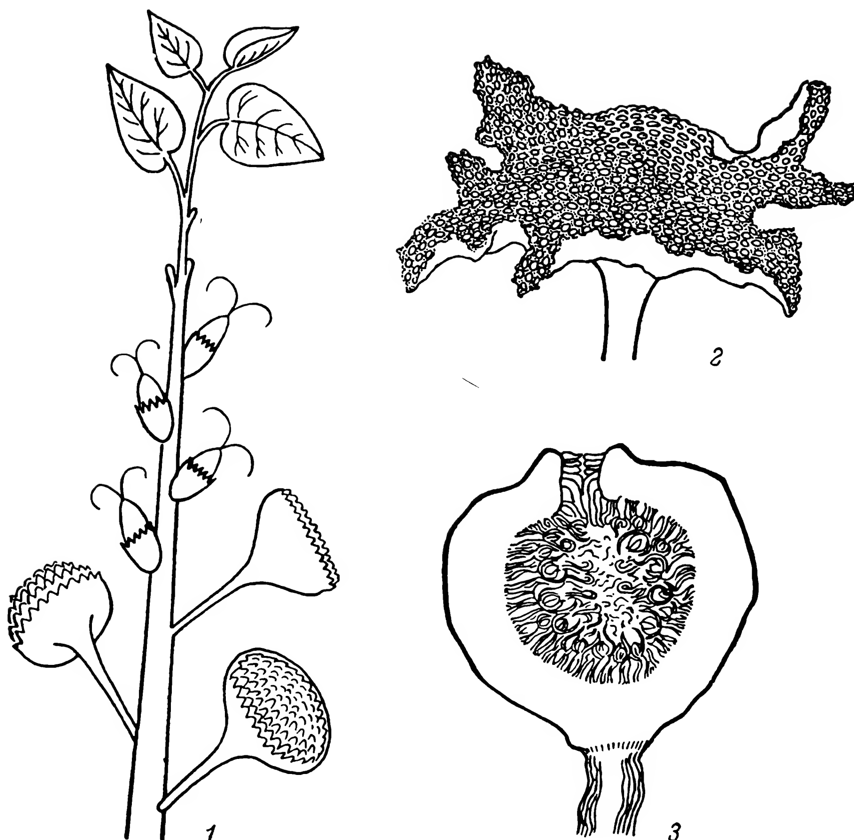


Рис. 3. Андрогинные соцветия *Moraceae*.

1 — *Antiaris toxicaria* Lesch. (по: Hutchinson, 1969), *2* — *Dornstenia contrajerva* L., *3* — *Ficus capensis* Thunb.

сомы, расположенные у основания оси соцветия, срастаются в общую ценосому. Одновременно верхняя часть цветочной оси, несущая пестичные цветки, редуцируется и оказывается в центре мужской ценосомы. Края последней загибаются кверху, и образуется ценосома с мужскими и женскими цветками, свойственная *Ficus*. Однако фактических данных, подтверждающих подобный путь образования соцветия *Ficus*, не имеется.

В сем. *Urticaceae* ценосомы образуются в результате преобладания процесса рекаулесценции, когда оси всех порядков срастаются с прицветными листьями и все они растут вместе, образуя уплощенное тело, на котором располагаются цветки. Явления срастания и редукции наблюдаются даже в сильно разветвленных соцветиях *Laportea moroides* Wedd. и *Pilea boniana* Gagnep. (рис. 4, *1*, *2*). В соцветиях *Urtica dioica* L., *Bohmeria nivea* (L.) Gaudich. и *Myriocarpa cordifolia* Liemb. редуцированные цимоиды парциальных соцветий располагаются непосредственно на осях 1-го и 2-го порядков.

Особенно отчетливо рекаулесценцию можно наблюдать в тычиночных и пестичных соцветиях *Procris* Comm. ex Juss. и *Elatostema* Gaudich. В тычиночных соцветиях наряду с редукцией осей, на которых располагаются цимоиды, наблюдается срастание осей различных порядков. Тычиночные парциальные соцветия *Procris frutescens* Blume и *Elatostema australe* (Wedd.) Hall. f. сильно разветвлены; на конечных осях расположены зонтиковидные соцветия, возникшие в результате редукции цимоидов (рис. 4, *3*). Срастание и редукция нарушают четкость ветвления соцветия. Дальнейшее срастание осей парциальных соцветий приводит к образованию компактных соцветий, расположенных в пазухах листьев на главной оси соцветия (рис. 4, *7*). Такие соцветия можно наблюдать

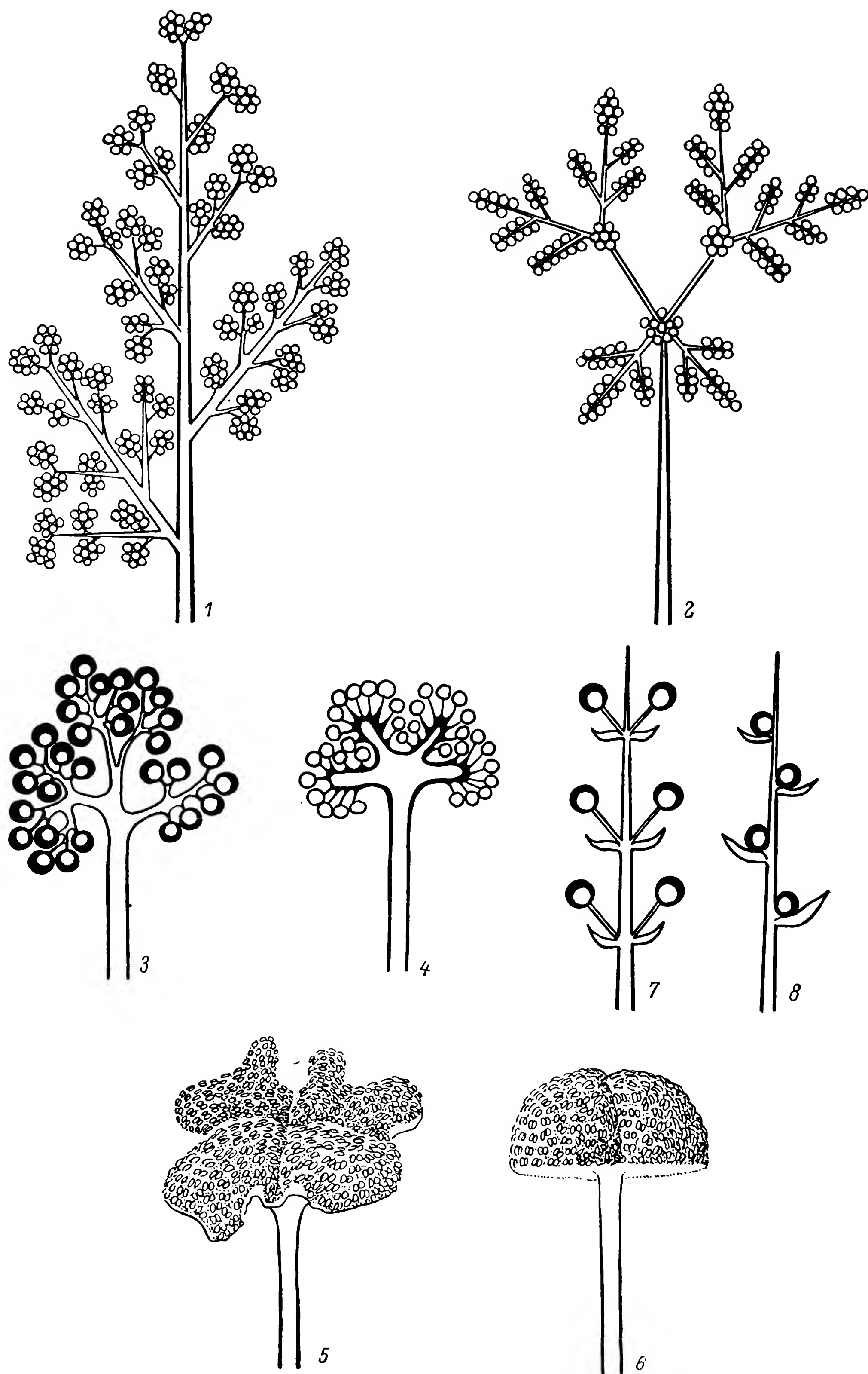


Рис. 4. Преобразование разветвленных соцветий *Urticaceae* в **ценосомы.**

1 — *Laportea moroides*, *2* — *Pilea boniana*, *3* — тычиночное парциальное соцветие *Procris frutescens*, *4* — тычиночное парциальное соцветие *Elatostema acuminatum*, *5* — пестичная ценосома *Elatostema ficoides*, *6* — пестичная ценосома *Procris cephalida*.
Расположение ценосом на оси соцветия: *7* — на боковых осях (в кисти), *8* — на главной оси (в колосе).

у *Procris cephalida* (Baill.) Comm., *Elatostema acuminatum* Wedd. и др. (рис. 4, *4*). Пестичные соцветия у представителей обоих родов — ценосомы (рис. 4, *5—6*). Они располагаются или одиночно, как у *Elatostema ficoides* Wedd. (рис. 4, *5*), или на цветоносном побеге в пазухах листьев, как у *E. integrifolia* (Don.) Wedd., *E. australe*, *Procris cephalida* и др. Кроме того, ценосомы могут находиться на боковых осях, образуя сложное кистевидное соцветие, или быть сидячими, формируя сложное колосовидное соцветие (рис. 4, *7*, *8*).

Если в первых двух семействах преобразование сложноразветвленных тирсоидных соцветий в ценосомы не всегда четко прослеживается, то в сем. *Ehretiaceae* этот процесс совершенно очевиден. Нами были исследованы соцветия гербарных образцов более 100 видов рода *Cordia* L., распространенных в тропических и умеренных областях обоих полушарий. Оказалось, что и в этом роде синдесмия протекает одновременно с редукцией осей и числа парциальных соцветий, до одного на побеге.

Исходным типом соцветия рода *Cordia* следует признать плейотирс с парциальными соцветиями, состоящими из одного или двух завитков (рис. 5, *1*). Виды с подобными соцветиями произрастают в Центральной и Южной Америке (*C. callococca* L., *C. bicolor* DC.), в Африке (*C. africana* Lam., *C. platythyrsa*) и в Азии (*C. subpubescens* Decne., *C. obliqua* Willd.). Этот основной тип соцветия эволюционировал в двух основных направлениях: 1) обеднение тирса до цимоида благодаря редукции числа парциальных соцветий (рис. 5, *2—4*); 2) срастание завитков с несущей их осью и образование ценосом (рис. 5, *5—10*). Поскольку эти оба процесса протекают одновременно, в нижнем ряду на рис. 5 также четко выражен редукционный ряд у соцветий с головчатыми и колосовидными ценосомами. Так, например, у *C. buddleoides* Rusby соцветие представляет собою плейотирс с ценосомами на конечных ответвлениях, у *C. angustifolia* Roem. et Schult. — кистевидный тирс с прерывистыми колосовидными ценосомами, у *C. ambigua* Cham. — кистевидный тирс с головковидными ценосомами, у *C. cylindrostachia* Roem. et Schult. — одиночные прерывистые колосовидные ценосомы, у *C. podocephala* Torr. — одиночные головковидные ценосомы и у *C. caracasana* DC. — одиночные колосовидные ценосомы.

Таким образом, преобразование соцветий в результате редукционных процессов может происходить как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях указанной схемы. Например, некоторые виды *Cordia* имеют соцветия — тирс с завитками, двойной завиток и ценосомы. Такую картину можно наблюдать у *Cordia serrata* (L.) Gürke, произрастающей в Центральной Америке и на о. Гаити: одни особи имеют тирс, другие — двойной завиток и головковидную ценосому. Иногда на одной особи можно найти переход от двойного завитка к головковидной ценосоме, венчающей конечные ответвления соцветия. У *Cordia toqueve* Aubl., *C. trichoclada* DC., *C. sellowiana* Cham., *C. axillaris* Johnst., произрастающих в Бразилии, в тирсе с двойными завитками видны переходы, когда завитки срастаются с несущей их осью, образуя колосовидные ценосомы. Соцветие *Cordia cylindrostachia* состоит из колосовидных ценосом, которые встречаются в сплошной и прерывистой форме (рис. 5, *6*). Совершенно очевидно, что ценосома в виде простого колоса возникла из прерывистого благодаря редукции междоузлий главной оси соцветия и уменьшению числа цимоидов.

Если колосовидная ценосома образуется вследствие срастания с несущей осью всех осей двойного завитка и цветки в ней расположены в два ряда, то головковидная ценосома может возникнуть двумя путями: 1) в результате редукции междоузлий оси, несущей прерывистую колосовидную ценосому, 2) благодаря редукции конечных осей, несущих завитки, которые вследствие этого располагаются непосредственно на несущей их оси. В обоих случаях цветки в головковидной ценосоме располагаются в несколько рядов.



Рис. 5. Преобразование разветвленных соцветий *Cordia* в ценосомы.

1 — плейотирс с завитками на конечных осях, *2* — кистевидный тирс с завитками, *3* — два двойных завитка, *4* — двойной завиток, *5* — плейотирс с головковидными ценосомами на конечных ответвлениях, *6* — кистевидный тирс с прерывистыми колосовидными ценосомами, *7* — кистевидный тирс с головковидными ценосомами, *8* — одиночные прерывистые колосовидные ценосомы, *9* — одиночные головковидные ценосомы, *10* — одиночные колосовидные ценосомы.

Просмотр гербарных образцов видов рода *Cordia* показал, что ценосомы свойственны только американским видам. У африканских и азиатских видов явлений срастания, ведущих к образованию ценосом, мы не обнаружили. Зато у последних ясно выражен процесс редукции — от плейотирса с сильно разветвленными парциальными соцветиями до соцветия с одно- и двузавитковыми парциальными соцветиями. Примерами могут служить *Cordia platythyrsa* Baker, *C. africana* (Африка) — с плейотирсом; *C. holstii* R. Br. (Африка) — с укороченным тирсом в виде щитка; *C. subcordata* Lam. (Африка, континентальная Азия, Австралия и Филиппины — ныне территория Индонезии и Папуа, бывшая Новая Гвинея) с обедненным тирсом, несущим двузавитковые и завитковые парциальные соцветия, и, наконец, *C. rothii* R. Br. (Африка) — с соцветиями из простых и двойных завитков.

Выявленные особенности образования ценосом разного характера, а также установление редукционных рядов преобразования сложных разветвленных соцветий в упрощенные могут иметь существенное значение для целей систематики и филогении при рассмотрении таксонов различного ранга. В частности, рассмотрение соцветий в предлагаемом плане позволяет еще раз обсудить положение трех близких семейств — *Cannabaceae* Endl., *Moraceae* Link и *Urticaceae* Juss. Так, А. Л. Тахтаджян (1966), обсуждая систему и филогению цветковых растений, ставит в порядке *Urticales* семейство *Cannabaceae* после *Moraceae*. А Хатчинсон (Hutchinson, 1969), рассматривая эволюцию и филогению цветковых растений, ставит семейство *Cannabaceae* перед *Moraceae*.

При исследовании соцветий в рассмотренном нами плане оказалось, что у *Moraceae* ярче выражены процессы редукции и срастания осей разных порядков, приводящие к образованию ценосом. Эти особенности в строении соцветий указанных двух семейств в работах филогенетического плана не учитывались.

То же можно сказать и о самостоятельности семейства *Ehretiaceae*. При выделении его из семейства *Boraginaceae* Juss. не принимались во внимание пути видоизменений соцветий. Прослеженные нами направления преобразования двузавитковых парциальных соцветий в головковидные и колосовидные ценосомы показывают, что исходная структура парциального соцветия *Ehretiaceae* не выходит за рамки структуры парциальных соцветий, свойственных *Boraginaceae*. Преобразование двузавитковых парциальных соцветий в ценосомы в результате синдесмии, сопровождающееся также редукцией числа цветков и парциальных соцветий, дает основание для более глубокого рассмотрения вопроса о самостоятельности семейства *Ehretiaceae* с привлечением для его решения данных о структуре соцветий и их преобразованиях в ценосомы.

Однодольным также свойственно образование ценосомы, которая возникает из цимоидного соцветия. Формирование ценосомы у *Enhalus acoroides* (L. f.) Rich. (*Hydrocharitaceae* Juss.) показано в одной из работ Тролля (1931), а Стоун (Stone, 1968) установил, что в соцветиях рода *Pandanus* L. преобладают процессы редукции и срастания, которые приводят к образованию головковидных соцветий типа ценосомы.

Следует отметить, что если синдесмия, ведущая к образованию ценосом, характерна для ограниченного числа семейств, то процессы редукции соцветий свойственны хотя и в разной степени всем семействам. Проведенное нами в этом плане исследование соцветий показало, что в семействах *Polygonaceae* Juss., *Rosaceae* Juss., *Myrtaceae* Juss., *Rubiaceae* Juss. и других четко прослеживаются редукционные ряды преобразования сложных соцветий в более простые. Подобные данные могут сыграть определенную роль при решении вопросов эволюции и филогении таксонов различного ранга.

ЛИТЕРАТУРА

Голенкин М. И. (1895а). Материалы для характеристики соцветий Крапивоцветных. Уч. зап. Импер. моск. унив., Отд. естеств.-историч., 12. — (Голенкин М.) Golenkin M. (1895б). Beiträge zur Kenntnis der *Urticaceen* und *Mora-*

ceen. Bull. société Impér. Natur. Moscou, 4. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Bernbeck F. (1932). Vergleichende morphologie der *Urticaceen* und *Moraceen* Infloreszenzen. Bot. Abhandl., 19 : 1. — Engler A. (1898). Monographieen afrikanischer Pflanzen-familien und Gattungen *Moraceae* (Excl. *Ficus*) 1. — Hutchinson J. (1969). Evolution and Phylogeny of flowering plants. — Mez C. (1890). Morphologische und anatomische Studien über die Gruppe der *Cordieae.* Bot. Jahrb., 12 : 526. — Schimper K. F. (1829). Beschreibung des *Symphytum zeiheri* und seiner zwei deutschen verwandten der *S. bulbosum* Schimp. und *S. tuberosum* Jacq. Mag. Pharmacie, 28 : 1. — Stone B. C. (1968). Morphological studies in *Pandanaceae.* I. Staminodia and pistillodia of *Pandanus* and their hypotetical significance.' Phytomorphology, 18, 4 : 488. — Troll W. (1931). Botanische Mittelungen aus den Tropen. II. Zur Morphologie und Biologie von *Enhalus acoroides* (L. f.) Rich. Flora, 125 : 427. — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 V 1976.

SUMMARY

In the present paper the inflorescences of *Moraceae* Link, *Utricaceae* Juss. and *Ehretiaceae* Mart., in which a special type of cymoid inflorescence — the coenosome — is formed under syndesmia are investigated. The reducing range of the inflorescences from a compound to a simple one is given for each of the above mentioned families, as well as the range of gradual coalescence of the axes of different orders which results in the formation of coenosoma.

УДК 581.14 : 581.44 : 58 : 581

А. П. Стешенко

РИТМ РАЗВИТИЯ И РОСТ ПОБЕГОВ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ПЕСЧАНОЙ ПУСТЫНИ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ (ТУРКМЕНСКАЯ ССР)

A. P. STESHENKO. DEVELOPMENTAL RHYTHM AND GROWTH OF PERENNIAL PLANT SHOOTS OF SOUTH-EAST KARAKUM SAND DESERT

В результате десятилетних наблюдений на фоне погодных условий определены типы ритма развития 20 длительно вегетирующих видов растений Юго-Восточных Каракумов. Выделены 3 основные группы, а в их пределах по срокам зацветания и темпам нарастания установлены подгруппы. У каждого вида растений выявлены различные типы побегов, которые различаются по срокам и интенсивности роста. Различия в ритме развития и характере роста побегов разных видов автор связывает с историей последних.

Комплексные исследования биологической продуктивности фитоценозов в пустыне Юго-Восточные Каракумы вызвали необходимость изучения морфологических особенностей и ритма развития многолетних растений с учетом характера роста их побегов. Наблюдения проводились в стационарных условиях на протяжении десяти лет (1965—1974 гг.) на территории Репетекского песчано-пустынного заповедника АН Туркменской ССР. Объектами исследования были 20 видов-эдификаторов песчаной пустыни, представляющих все жизненные формы многолетних растений:[1] деревья, кустарники, полукустарники и травянистые многолетники (см. таблицу). Все изученные виды очень важны в хозяйственном отношении как закрепители песков и ценные пастбищные растения, а саксаул, кроме того, как источник высококачественного топлива и сырья для получения соды, поташа и других веществ (Ильин, 1936; Леонтьев, 1954; Коровин, 1961—1962; Кинзикаева, 1968; Мирошниченко, 1974). В фитоценотическом отношении и по количеству накапливаемой органической массы многолетняя растительность в песчаной пустыне играет ведущую роль; она отражает всю совокупность условий существования пустынь (Василевская, 1940).

Все многолетние виды Каракумов имеют хорошо развитую корневую систему, обеспечивающую им достаточное количество влаги (Петров, 1935; Благовещенский, 1968). Исследования транспирации показали, что у ряда многолетников — *Haloxylon*, *Salsola*, *Ammodendron* и других — отсутствуют нарушения режима снабжения водой (Кокина, 1935; Бобровская, 1969, и др.). Вероятно, в связи с тем, что эти виды не имеют отчетливо выраженного, ежегодно повторяющегося летнего покоя, многие исследователи относят их к группе длительно вегетирующих (Радкевич, 1934; Ротов, 1956; Нечаева, 1958; Лавренко, 1962). Одной из характерных приспособительных реакций на суровые условия жарких пустынь является периодическая потеря многолетними растениями части

[1] При выделении жизненных форм мы пользовались в основном классификацией Н. Т. Нечаевой, В. К. Василевской и К. Г. Антоновой (1973).

годичного прироста (Коровин, 1961—1962). Наиболее отчетливо в песчаной пустыне Каракумы эта биологическая особенность проявляется у деревьев и кустарников.

Некоторые данные о продолжительности и характере роста интересующих нас видов растений в Репетекском заповеднике содержатся в работах В. М. Арциховского (1928) и М. И. Сусловой (1935). Сведения о ритмах их развития приведены во многих работах, выполненных в Репетеке (Петров, 1935; Михельсон, 1955; Ротов, 1956, 1959, 1964; Нардина, 1961; Тогызаев, 1968). Эти фенологические наблюдения показали, что в различные по водному и температурному режимам годы в сроках наступления фенофаз наблюдаются значительные сдвиги. Наиболее существенными эти сдвиги оказались для начала и конца активной вегетации. У некоторых видов колебания в сроках наступления конца вегетации могут достигать 120 дней (см. таблицу). Основными причинами этих различий являются неодинаковые погодные условия разных лет, а также разные методы наблюдений, применявшиеся исследователями.

В Репетекском заповеднике среднее многолетнее количество осадков равно 107 мм. Но за 10 лет (с 1965 по 1974 г.) оно составило 126 мм; максимальное количество осадков отмечалось в 1969 (199 мм), минимальное — в 1970 г. (84 мм). Бóльшая часть осадков приходится на зимне-весеннее время (ноябрь—май). По этому признаку Каракумы относятся к средиземноморскому экологическому типу пустынь (Коровин, 1961—1962; Благовещенский, 1968). Среднемесячная температура воздуха в июле в эти же годы составляла 30—32, максимальная — 45—46.8°.

Период наших исследований охватывал как засушливые (1965, 1966, 1968, 1970, 1971), так и относительно влажные годы (1967, 1969, 1972, 1973, 1974), характеризовавшиеся как ранним, так и поздним наступлением вегетации. Наблюдения за развитием и ростом побегов проводились в барханных местообитаниях, на заросших бугристых песках и в переходной между ними зоне. Изучение проводилось в период активного роста и развития на этикетированных разновозрастных особях через каждые 5—10 дней, а в летние месяцы — через 15—20 (30) дней. Кроме измерений линейных размеров, у некоторых видов через каждые 10—12 дней осуществлялся весовой учет прироста побегов. Пробы состояли из 25—50 побегов. Особое внимание уделялось изучению различных типов побегов, выполняющих разные функции.

В годы наблюдений в прохождении отдельных фенофаз отмечались значительные сдвиги. Однако присущий растениям разных видов тип ритмики в основных чертах сохранялся неизменным.

По продолжительности вегетации изученные растения мы разделили на три основные группы, в пределах которых выделены подгруппы по срокам зацветания, темпам развития и нарастания побегов.

1. Вечнозеленые растения. Раноцветущие, с ускоренным развитием и ростом побегов — хвойник шишконосный *Ephedra strobilacea*.

2. Весенне-летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя.[2]

а) раноцветущие, длительно развивающиеся, с растянутым периодом роста побегов — саксаулы белый и черный;

б) раноцветущие, ускоренно развивающиеся, с интенсивным весенне-летним ростом побегов — виды кандымов: *Calligonum eriopodum*, *C. arborescens*, *C. caput-medusae*, *C. setosum*;

в) со средними сроками цветения, ускоренно развивающиеся, с весенним и раннелетним нарастанием побегов — песчаная акация;

г) поздноцветущие (июнь), не особенно быстро развивающиеся, с весенне-летним периодом роста побегов — *Salsola richteri* и *Aellenia subaphylla*.

---

[2] Р. А. Ротов (1964) эту группу называет весенне-летне-осенневегетирующими видами и включает в нее большую часть многолетних растений, «не имеющих жаропокоя».

Сроки наступления фаз развития растений Репетекского заповедника (1945—1954, 1957—1959, 1964—1965 гг.) *

Название растений	Начало вегетации	Начало цветения	Начало плодоношения	Конец вегетации
Деревья				
Ammodendron conollyi Bunge **	(19 II—10 IV) 50 ***	(7—30 IV) 23	(25 IV—17 V) 23	(8 X—6 XI) 29
Haloxylon aphyllum (Minkw.) Iljin	(7 II—26 III) 46	(28 II—15 IV) 46	(30 VII—2 X) 64	(11 X—25 XI)45
H. persicum Bunge ex Boiss.	(3 II—22 III) 47	(27 II—15 IV) 47	(20 VII—26 IX) 68	(14 IX—25 XI) 72
Кустарники				
Calligonum eriopodum Bunge	(23 II—7 IV) 43	(5 IV—7 V) 32	(19 IV—17 V) 28	(4 VI—2 X) 120
C. arborescens Litv.	(23 II—3 IV) 38	(25 III—27 IV) 33	(19 IV—17 V) 28	(20 IX—16 X) 26
C. caput-medusae Schrenk	(23 II—4 IV) 40	(7—30 IV) 23	(19 IV—17 V) 28	(4 IX—29 X) 55
C. microcarpum Borszcz. (*C. rubens*)	(10 III—5 IV) 25	(15—25 IV) 10	(20 IV—5 V) 15	(25 X—30 XI) 35
C. setosum Litv.	(27 II—4 IV) 35	(7 IV—7 V) 31	(19 IV—13 V) 24	(19 VI—26 XI) 160
C. rubescens Mattei	(27 II—30 III) 31	(7—20 IV) 13	(19 IV—13 V) 24	(15 VIII—26 X) 72
Salsola richteri Karel.	(23 II—10 IV) 45	(21 V—12 VII) 52	(27 VIII—22 IX) 26	(16 X—28 XI) 43
Aellenia subaphylla (C. A. Mey.) Aellen	(4 III—7 IV) 33	(21 V—26 VI) 35	(29 VII—29 VIII) 31	(16 X—13 XI) 28
Ephedra strobilacea Bunge	(15 II—13 IV) 57	(4 III—24 IV) 50	(11 IV—17 V) 36	Вечнозеленые
Eremosparton flaccidum Litv.	(23 II—3 IV) 39	(19 IV—17 V) 28	(9 V—10 VI) 32	(2 X—19 XI) 48
Astragalus paucijugus C. A. Mey.	(3 II—23 III) 47	(8 III—17 IV) 40	(11 IV—7 V) 26	(20 VI—5 X) 107
Полукустарники				
Smirnowia turkestana Bunge	(15 II—3 IV) 46	(3—20 IV) 17	(23 IV—8 V) 15	(30 VII—22 XI) 115
Acanthophyllum elatius Bunge	(7 II—21 III) 41	(23 IV—26 V) 33	(29 V—30 VI) 32	(4—29 VII) 25
Convolvulus korolkovii Regel et Schmalh.	(23 II—15 IV) 51	(13 IV—13 V) 30	(13 V—30 VI) 48	(16 VIII—21 X) 66
Травянистые многолетники				
Aristida karelinii (Trin. et Rupr.) Roshev.	(23 II—7 IV) 43	(15 IV—13 V) 28	(27 IV—2 VI) 36	(11 X—10 XI) 30
Heliotropium arguzioides Kar. et Kir.	(5 —10 III) 5	(20—30 IV) 10	(10 —15 V) 5	(10 IX—5 XII) 86
Tournefortia sogdiana (Bunge) M. Pop.	(23 II—29 III) 34	(7—27 IV) 20	(19 IV—25 V) 36	(3 V—28 VI) 56

* Данные Е. Г. Михельсон (1955), Н. С. Нардиной (1961) и Р. К. Тогызаева (1968).
** Названия растений даны по А. Н. Беркутенко (1975).
*** В скобках — пределы колебаний в сроках наступления фенофаз в днях; за скобками — разница между самыми поздними и самыми ранними сроками (в сутках).

3. Весенне-летне-осеннезеленые, с периодом летнего полупокоя (иногда покоя) и зимнего покоя.[3] В случае летнего полупокоя отмечается осенняя вегетация.

а) раноцветущие (март—апрель), ускоренно развивающиеся — астрагал малопарный и смирновия туркестанская;

б) виды со средними сроками цветения (май), с сильно растянутым периодом роста и развития всего растения (иногда рост и развитие протекают с летним перерывом) — *Aristida karelinii*, *Heliotropium arguzioides* и др.

В настоящем сообщении мы рассмотрим наиболее характерные виды из выделенных нами групп и подгрупп, представленные в основном средневозрастными особями. При обозначении фаз развития мы пользовались наиболее распространенными в фенологии терминами: вегетация, бутонизация (у злаков — выход в трубку и колошение), цветение, плодоношение (с подфазами: формирование завязи, зеленые плоды), образование летучек, сбрасывание плодов, отмирание, конец вегетации и уход в зиму. Рисунки феноспектров приводятся для отдельных лет, наиболее типичных для фенологического развития каждого вида.

1. Вечнозеленые растения

Хвойник шишконосный *Ephedra strobilacea* — кустарник, широко распространен в пустынях Каракумы и Кызылкумы. Это безлистное членистостебельное двудомное растение является одним из характерных представителей ксерофитной растительности пустынь.

Для начала сезонного развития хвойника в условиях пустыни Каракумы необходима среднедекадная температура 9—12° (Мухаммедов, 1967). Генеративное развитие этого вида проходит ускоренно (рис. 1). Рост побегов начинается в марте—начале апреля. В пазухах чешуй 2—3-летних побегов мужских и женских особей формируются соцветия, а в пазухах чешуй годичных побегов вырастают новые вегетативные. В фазе бутонизации растения обычно находятся от 10 до 15 дней. В годы, благоприятные для раннего начала вегетации (1968, 1969 и 1972), все фазы развития были сильно растянуты, сроки массового цветения отмечались в середине или второй половине апреля; в годы позднего начала вегетации (1966, 1971) они сдвигались на конец апреля—начало мая (рис. 1). Однако фаза плодоношения и особенно фаза сбрасывания плодов протекали почти в обычные сроки (конец мая—начало июня). Благодаря способности хвойника сокращать (соответственно погодным условиям) продолжительность следующих за цветением фаз весь период его генеративного развития длится 45—60 дней. В отдельные годы (1966, 1972) молодые побеги и раскрывшиеся цветки повреждались небольшими апрельскими заморозками (—2.0—3.0°). Некоторые особи после этого полностью отмирали, а у сохранившихся резко снизилось число развивающихся побегов и плодов.

У хвойника (по данным 1971 года) отчетливо выявлялись мощные и слабые ростовые вегетативные побеги; их интенсивный рост отмечался в период бутонизации—массового цветения (рис. 1).

Для этого растения характерен верхушечный рост, а в сочленениях — интеркалярный (Радкевич, Василевская, 1933). К началу созревания плодов (через 35—50 дней после начала роста) прекращается заложение новых члеников и угасает интеркалярный рост. Рост побегов почти полностью завершается (рис. 1). Слабые и мелкие побеги обычно опадают в течение осени и зимы, а более мощные остаются зелеными на протяжении двух лет. Заметное образование пробки на них происходит обычно в течение третьего года жизни. Это подтверждается и анатомическими данными (Радкевич, Василевская, 1933). Интенсивность ассимиляции побегов хвойника низка, однако она обеспечивает жизнедеятельность вида в тече-

[3] По Ротову (1964), эта группа — весенне-летневегетирующие виды с жаропокоем.

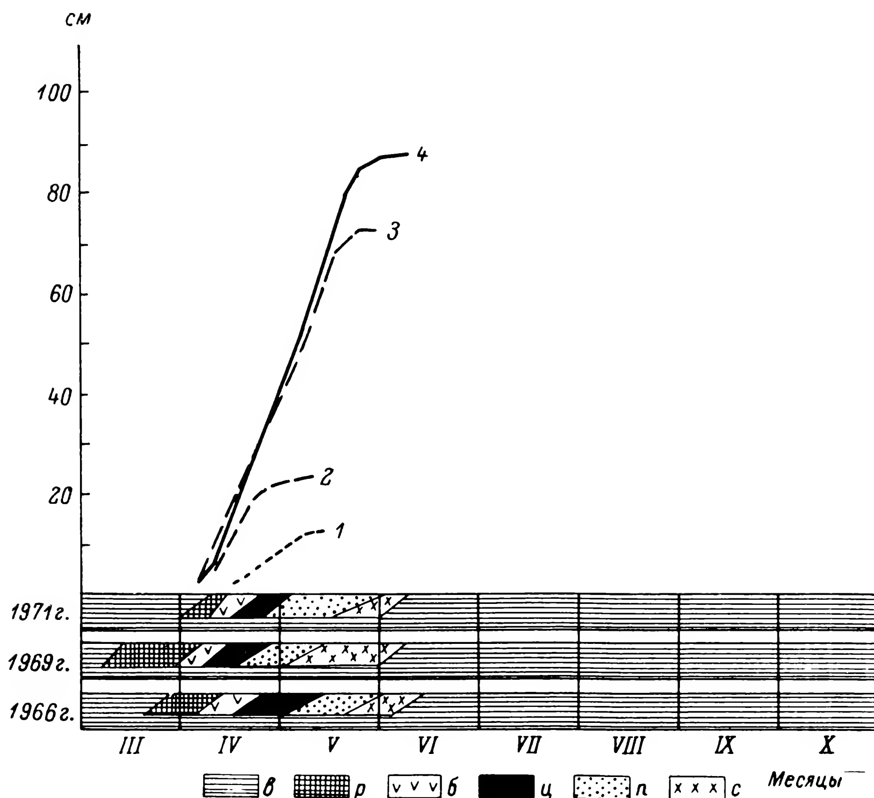


Рис. 1. Фазы развития и кривые роста побегов *Ephedra strobilacea*.

в — вегетация, *р* — начало роста новых побегов, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *с* — сбрасывание плодов; побеги: *1* и *2* — слабые ростовые, *3* и *4* — сильные ростовые; *по оси ординат* — длина побегов. Кривые роста побегов относятся к 1971 г.

ние длительного времени (Вознесенский, 1974). Интенсивность транспирации его побегов также невысокая (Кокина, 1935). Вероятно, в связи с этими особенностями ассимилирующая паренхима хвойника шишконосного сохраняет свои физиологические функции в течение трех лет (Ротов, 1969).

2. Весенне-летне-осеннезеленые растения с зимним покоем

Эта группа является наиболее обширной по числу видов. Большая часть их имеет продолжительный период вегетации.

а) Подгруппа раноцветущих, но длительно развивающихся растений представлена белым и черным саксаулами — *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*.

Начиная вегетацию ранней весной (в феврале—марте) растения саксаула белого быстро вступают в фазы бутонизации и цветения (в конце марта—апреле). Но затем фаза плодоношения (формирования завязей) протекает очень медленно — на протяжении почти пяти месяцев (с конца апреля до середины сентября) (рис. 2). И только со второй половины сентября начинается быстрое развитие летучек, а в октябре и ноябре растения сбрасывают плоды.

Интересно, что у саксаула черного (зайсанского), произрастающего в МНР, где обычно начало вегетации растений определяется окончанием поздневесенних заморозков, а летние месяцы не такие жаркие, как в Репетеке, по данным А. М. Якшиной (1958) и А. А. Юнатова (1954), фазы бутонизации и цветения часто сдвигаются на конец мая—июня, но зато формирование завязей продолжается не 4—5 месяцев, а только два (июль и август). Развитие летучек и обсеменение растений протекают также в сентябре—октябре.

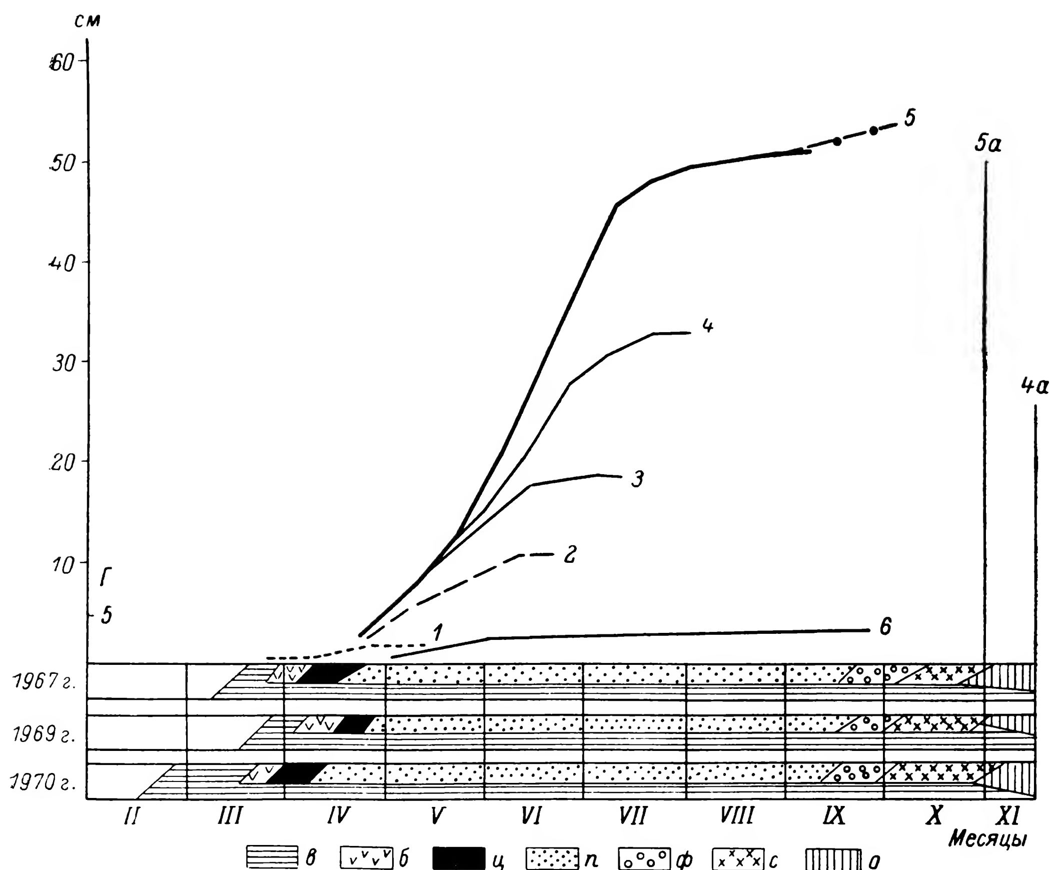


Рис. 2. Фазы развития и кривые роста побегов *Haloxylon persicum*.

в — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *ф* — формирование летучек, *с* — сбрасывание плодов, *о* — отмирание побегов; побеги: *1* — генеративный, *2* — ассимиляционный, *3* — слабый ростовой, *4* — сильный ростовой, *4а* — его зимующая часть, *5* — порослевой побег. *Штрих-пунктирной линией* отмечен рост боковых побегов на порослевом. *5а* — его зимующая часть, *6* — воздушно-сухой вес ростовых побегов, в г (среднее из 50 определений). Кривые роста побегов относятся к 1967 г.

Таким образом, период генеративного развития саксаулов в Репетеке равен 180—190 дням, а в более суровых весенне-летних условиях пустыни Гоби сокращается до 150—160 дней.

Годичные побеги саксаулов — безлистные, членистые. В процессе роста у них обнаруживаются различия по морфолого-анатомическим признакам (Радкевич, Василевская, 1933; Вознесенская, Стешенко, 1974), определяющим их типы. У белого саксаула обычно преобладают специализированные генеративные побеги. Они состоят из 3—5 члеников, в узлах которых сформированы цветки. Их рост на первых этапах опережает рост вегетативных побегов (Бочанцева, 1944) и к концу цветения обычно завершается (рис. 2, *1*). У черного саксаула генеративный побег, как правило, неспециализированный. Его цветки закладываются в 3—5 нижних узлах, но после их отцветания побег, подобно ассимиляционному, продолжает верхушечный рост.

В процессе роста среди вегетативных побегов к концу апреля у саксаулов дифференцируются ассимиляционные, сильные ростовые — побеги возобновления (Арциховский, 1928; Ротов, 1969, и др.) — и слабые ростовые (Стешенко, 1972; Вознесенская, Стешенко, 1974). У побегов саксаулов, как и у эфедры, имеется верхушечный и интеркалярный рост (Арциховский, 1928). Рост всех вегетативных побегов, по данным 1967 г., усиливается после отцветания растений (апрель—май) и протекает наиболее интенсивно в мае—июне в период формирования пло-

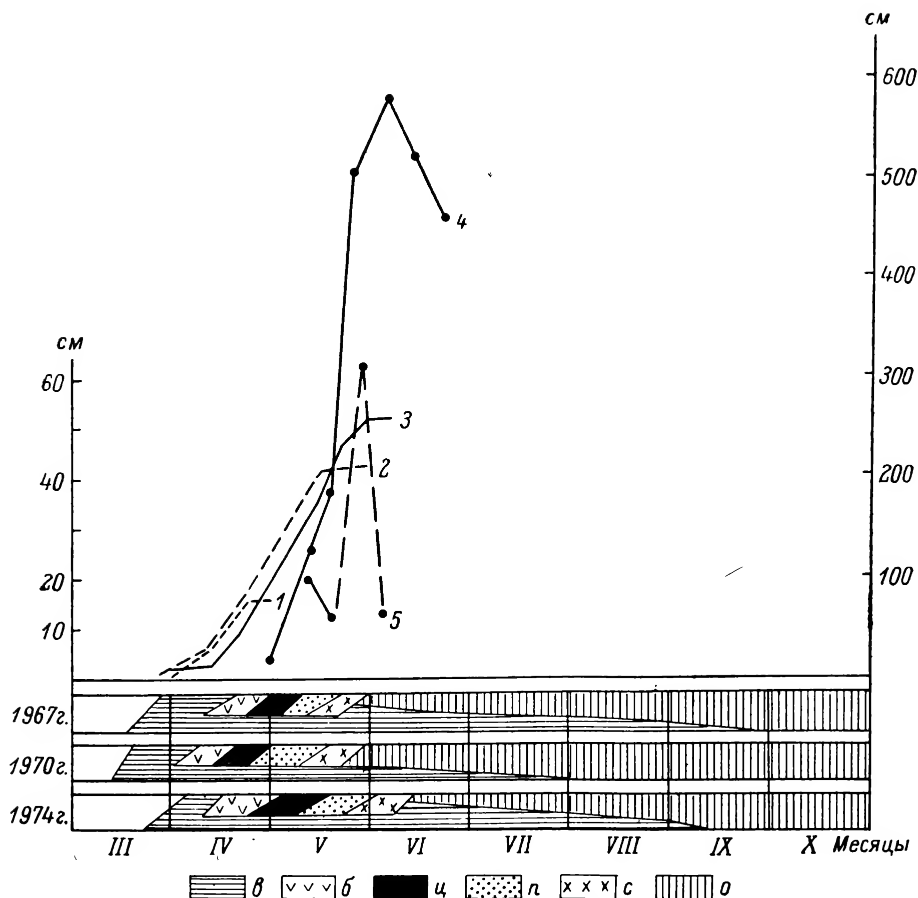


Рис. 3. Фазы развития и кривые роста побегов *Calligonum setosum*.

в — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *с* — сбрасывание плодов, *о* — отмирание побегов; побеги: *1* — генеративный; *2* — ростовой; *3* — порослевой; *4* — суммарная длина боковых побегов всех порядков, развившихся на ростовом; *5* — ход прироста боковых побегов. *По левой оси ординат* — длина побегов (кривые *1*—*3*), *по правой* — суммарная длина боковых побегов ростового побега (кривая *4*) и их прирост (кривая *5*).

дов (рис. 2). За это время, особенно в засушливые годы, большая часть побегов (до 90%) успевает завершить рост полностью. Отдельные ростовые побеги продолжали рост в течение августа—сентября. Это отмечали и другие авторы (Арциховский, 1928; Суслова, 1935). Но поздний рост происходит в основном за счет растяжения клеток в зоне узлов или за счет образования новых боковых побегов (рис. 2, *5*).

В различные по погодным условиям годы ход кривых роста может несколько сдвигаться. После влажной зимы или весны, в конце мая и в июне, все вегетативные побеги нередко ветвятся, образуя боковые ассимиляционные побеги II, III, IV порядков. Ветвление побегов в летне-осенний период характерно для многих растений Репетека (Ротов, 1964). У саксаулов, например, в сравнительно сухой 1966 год линейный прирост главного ростового побега был равен 20, а всех боковых побегов — 78 см. Таким образом, прирост боковых побегов был почти в 4 раза больше, чем у главного. В наиболее благоприятные годы общий прирост их составлял 400—500 см.

Вес ростовых побегов равномерно увеличивался с апреля по июль (рис. 2, *6*).

К концу вегетации генеративные и ассимиляционные побеги опадают полностью, а значительные части ростовых побегов обоих типов зимуют (рис. 2, *4а*, *5а*). Таким образом, общая продолжительность периода вегетации у саксаулов, равная 230—250 дням, обусловлена чрезвычайно

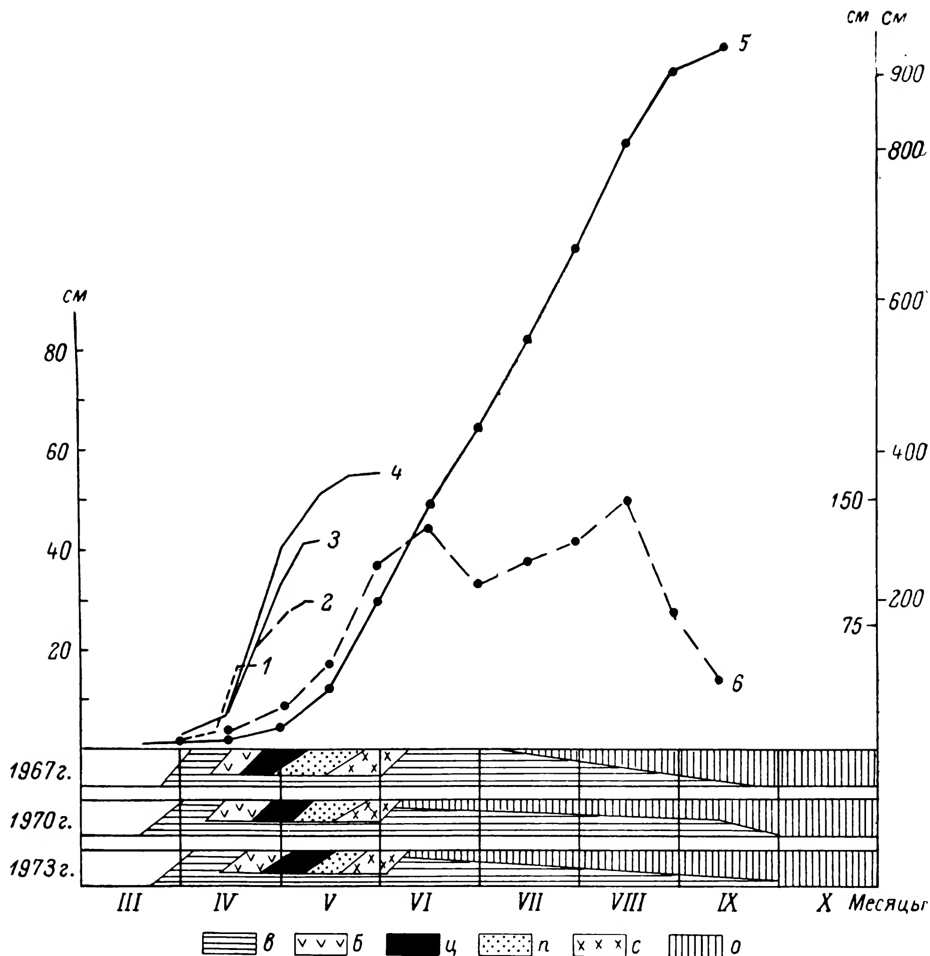


Рис. 4. Фазы развития и кривые роста побегов *Calligonum arborescens*.

в — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *с* — сбрасывание плодов, *о* — отмирание; побеги: *1* — генеративный, *2* — ассимиляционный, *3* — слабый ростовой, *4* — сильный ростовой, *5* — суммарная длина сильного ростового побега и его боковых побегов всех порядков, *6* — ход суммарн го прироста побегов всех порядков.

По левой оси ординат — длина побегов (кривые *1—4*), *по правой*: *справа* — суммарная длина сильного ростового побега и его боковых побегов всех порядков, *слева* — прирост. Кривые роста побегов относятся к 1967 г.

замедленным развитием завязей, растянутым нарастанием сильных ростовых и запоздалым образованием боковых побегов.

б) Раноцветущие, ускоренно развивающиеся растения с интенсивным весенне-летним ростом побегов. К этой подгруппе относится несколько видов кандымов (*Calligonum eriopodum*, *C. arborescens*, *C. caput-medusae*, *C. setosum* и др.). По темпам развития и зацветания в целом в пределах этой подгруппы различаются виды более или менее быстро развивающиеся. К первым относятся раноцветущие виды (*C. eriopodum*, *C. setosum*), развитие которых нередко протекает 45—60 дней (с апреля до середины—конца мая). В отдельные годы они вегетируют до осени. Максимальные приросты их ростовых побегов (по данным 1967 г.) продолжаются 40—50 дней в фазы бутонизации, цветения и плодоношения. Ростовые побеги за этот срок дают приросты длиной 50—70 см, они сильно ветвятся, образуя побеги IV—V порядков. Общий прирост боковых побегов может достигать 400—580 см (рис. 3), в 8—10 раз превышая прирост главного. К концу июня главный побег одревесневает (на 60—75%). В засушливые годы обычно развиваются очень слабые, почти не древеснеющие, мало ветвящиеся побеги ассимиляционного типа, которые в июне—июле полностью сбрасываются. Это явление отмечено и для растений центральных Каракумов (Антонова, 1967).

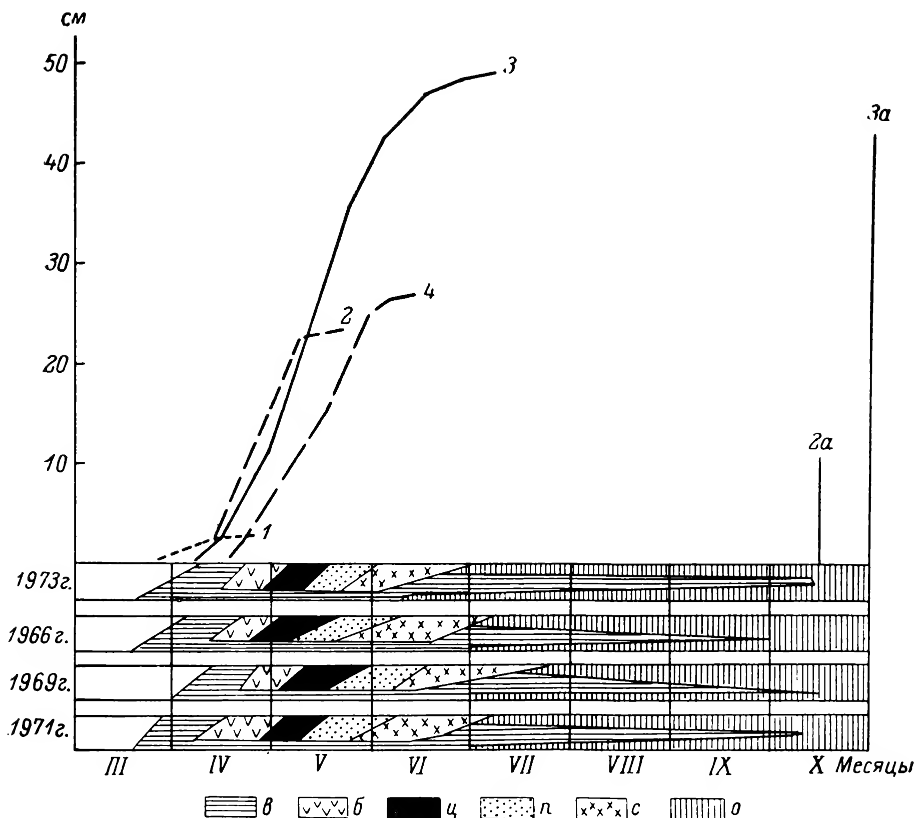


Рис. 5. Фазы развития и кривые роста побегов *Ammodendron conollyi*.

в — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *с* — сбрасывание плодов, *о* — отмирание; побеги: *1* — укороченный, *2* — генеративный, *2а* — его зимующее основание, *3* — ростовой, *3а* — его зимующая часть, *4* — силлептический побег на генеративном. Кривые роста побегов относятся к 1973 г.

Таким образом, у раноцветущих видов кандыма в засушливые годы рост и развитие побегов могут завершаться в июле, а во влажные годы — в сентябре.

У двух других видов кандыма — *Calligonum arborescens* и *C. caput-medusae* — начало вегетации наступает во второй половине марта. До последней декады апреля они находятся в фазе бутонизации, а затем зацветают (рис. 4). В середине мая наступает массовое формирование плодов, а в конце мая—начале июня растения обсеменяются. Таким образом, период генеративного развития у этих видов длится 60—70 дней.

Рост побегов у этих кандымов (по данным 1967 г.) наиболее активен в апреле—мае (фазы бутонизации и цветения), причем генеративные и ассимиляционные побеги по темпам роста мало различаются. Они достигают длины 15—30 см и к концу цветения их рост завершается (рис. 4, *1*, *2*). С середины или с конца апреля своей мощностью выделяются ростовые и порослевые побеги. Наиболее мощные из ростовых побегов интенсивно растут до конца мая, реже до начала июня. Они достигают длины 50—70 см и, как правило, образуют значительное число боковых побегов II, III и IV порядков. На рис. 4, помимо линейного роста побегов разных типов, показана также кривая прироста общей длины всех боковых побегов, образовавшихся на одном из мощных ростовых побегов. Это *S*-образная кривая с двумя максимумами прироста — в середине июня и в середине августа (рис. 4, *5*, *6*). Почти все эти боковые побеги (до 90—95%) в сентябре опадают.

Порослевые побеги обычно становятся ведущими осями в кроне кандымов. Они образуются преимущественно в благоприятные годы. Развиваясь весной у основания или в нижней части стареющих ветвей, их

главная ось обычно растет до конца мая, а затем усиливается рост боковых осей II порядка; через 20—25 дней усиленно разрастаются боковые оси III порядка и т. д. Таким образом, нарастание ведущих осей этих видов кандыма в жаркие месяцы происходит в основном не за счет интенсивного роста главной оси, а ее боковых побегов. Ведущие оси порослевых побегов к осени достигают длины 150—200 см, сильно утолщаются, образуют пробку и хорошо перезимовывают. Их боковые побеги, особенно III и IV порядков, так же как у ростовых побегов, к зиме опадают. Период активной вегетации этих растений длится 160—190 дней. Следовательно, продолжительная вегетация у этих видов кандыма обусловлена в основном длительным периодом роста ведущих осей и ветвлением ростовых и порослевых побегов.

в) Растения, характеризующиеся средними сроками развития и зацветания. Представителем их является типичное дерево пустыни — песчаная акация *Ammodendron conollyi*. Вегетирует с конца марта—начала апреля, в конце апреля—начале мая зацветает (рис. 5). В соцветии до 25—37 цветков, они раскрываются последовательно; остаются в таком состоянии 15—20 час. Цветение соцветия и всей особи обычно продолжается 12—17 дней, поэтому в разгар цветения на месте раскрывшихся первыми цветков уже формируются плоды.

За период наших наблюдений растущие побеги дважды (1966 и 1972 гг.) значительно (на 60—80%) повреждались апрельскими заморозками. Это явление отмечалось и другими исследователями (Дубровский, Нардина, 1963; Михельсон, 1964). После заморозков нередко отмирали отдельные ветви и целые растения. Образовавшиеся после этого побеги значительно (на 15—20 дней) отставали в развитии. Только к концу мая все растения обычно вступали в фазу зеленых плодов, а в июне обсеменялись. Плоды часто повреждаются насекомыми, и поэтому у песчаной акации полноценных плодов обычно не более 8—12% от числа цветков. Период генеративного развития этого вида продолжается 70—80 дней.

В процессе развития песчаной акации дифференцируются укороченные и удлиненные побеги. Укороченные побеги небольшие, до 2.0 см длины, вегетативные. Удлиненные бывают вегетативными, сильными и слабыми ростовыми (Стешенко, 1972) и генеративными. Генеративные побеги — неспециализированные (Ротов, 1969). Их нижняя часть с 5—9 листьями, вегетативная, на верхушке образуется кистевидное соцветие. Первыми в апреле отрастали укороченные побеги, затем — генеративные и слабые ростовые (по данным 1967 г.). Наиболее долго растут (до июля—августа) сильные ростовые побеги, достигающие длины 40 см и более. Интенсивный рост вегетативной части генеративных и ростовых побегов обычно происходит в апреле—мае. Генеративная часть побега растет с конца апреля до начала июня (рис. 5, *2*). В этот же период (фазы бутонизация—начало цветения) у песчаной акации отмечены самые высокие показатели интенсивности фотосинтеза (Вознесенский, 1974).

Кроме того, в разгаре цветения у этого вида на вегетативной части побега из одной или двух верхних почек образуются боковые, силлептические побеги (Späth, 1912). Число их значительно возрастает (до 30% и более от общего числа побегов) во влажные годы, особенно у молодых особей. Подобные боковые побеги могут возникать также из верхних почек порослевых побегов, у которых по тем или иным причинам впоследствии прекращается рост верхушечной почки. Их не следует относить к побегам второй генерации (Ротов, 1969), поскольку они образуются еще в период роста главного побега из его боковых почек, не имеющих периода покоя.

Ростовые побеги и вегетативные части генеративных побегов зимуют (рис. 5, *2а*, *3а*), силлептические — чаще отмирают.

Таким образом, длительный период вегетации песчаной акации (220—250 дней) обусловлен продолжительным ростом сильных ростовых побегов, а также образованием силлептических, на которых листья сохраняются зелеными до осенних заморозков.

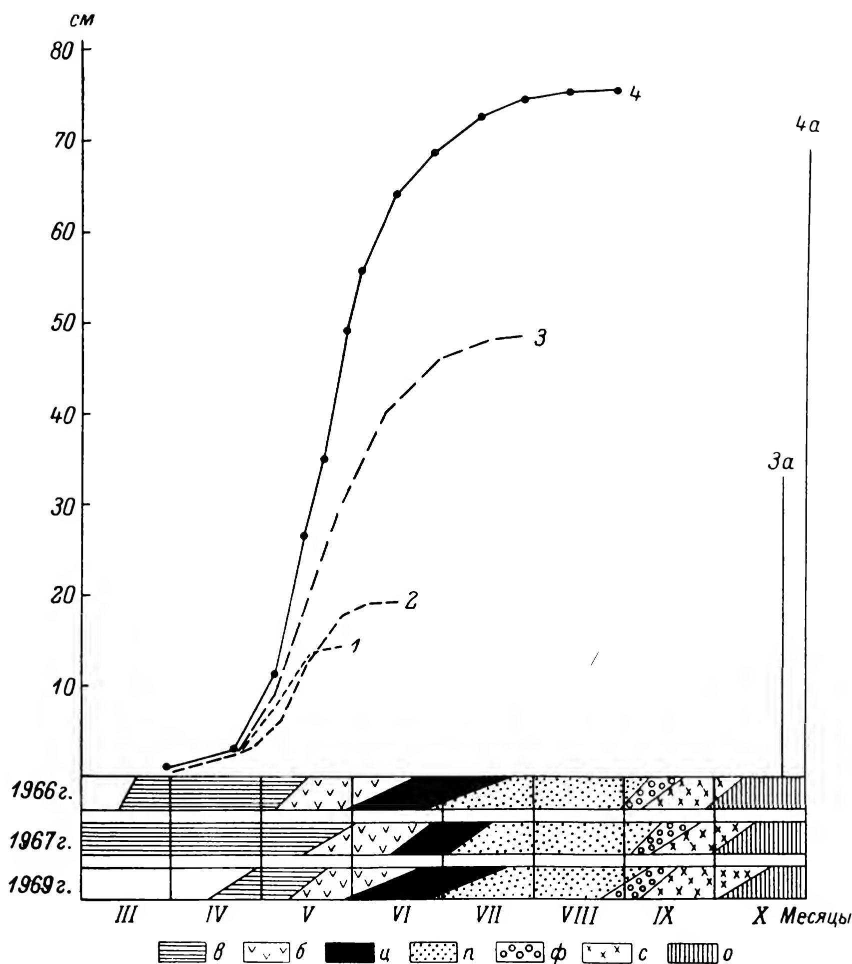


Рис. 6. Фазы развития и кривые роста побегов *Salsola richteri*.

в — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *ф* — формирование летучек, с — сбрасывание плодов, *о* — отмирание; побеги: *1* — слабо развитый генеративный, *2* — хорошо развитый генеративный, *3* — ростовой, *3а* — его зимующая часть, *4* — порослевой, *4а* — его зимующая часть. Кривые роста побегов относятся к 1966 г.

Переходным по срокам развития и зацветания между растениями этой и следующей группы является *Eremosparton flaccidum*. Рост его мощных ростовых побегов всегда сопровождается обильным образованием силлептических побегов, суммарная длина которых превышает длину главного в 8—10 и более раз.

г) Поздноцветущие виды. Представителем их является *Salsola richteri*. Началу развития соцветий этого вида предшествует значительный рост вегетативных органов. Вегетация растений обычно начинается в марте—начале апреля. Во второй половине мая—в июне растения бутонизируют, в июне—июле — цветут. Цветки на терминальном кистевидном соцветии открываются неодновременно, поэтому фаза цветения может продолжаться до 35—40 дней. Формирование плодов идет медленно (с июля до первой декады сентября). В течение сентября набухают и разрастаются завязи, образуются крылатки. В сентябре—начале октября растения сбрасывают зрелые плоды (рис. 6).

Таким образом, период генеративного развития солянки Рихтера приходится на самые жаркие летние месяцы и продолжается 150—170 дней.

Среди побегов различаются укороченный и удлиненный. Укороченные побеги вегетативные; удлиненные бывают вегетативными и генеративными; среди удлиненных вегетативных есть слабые и сильные росто-

вые. Генеративные побеги неспециализированные (Ротов, 1969). Кистевидные соцветия формируются на концах побегов, которые сначала растут как удлиненные вегетативные. Ко времени завершения роста обнаруживаются все переходы от слабых побегов, у которых генеративная сфера занимает большую часть их длины, к мощным вегетативным, с генеративной сферой, расположенной на их верхушке.

Первыми (в начале апреля) почти из всех перезимовавших почек отрастают укороченные побеги (0.2—0.5 см длины) с 4—5 сближенными узлами, несущими тонкие шиловидные листья. Через 15—20 дней верхние из этих побегов развиваются в удлиненные. В середине мая среди удлиненных побегов уже различаются вегетативные и генеративные. Наиболее интенсивный рост удлиненных побегов (по данным 1966 г.) протекает в мае—июне до начала цветения растений, затем он затухает (рис. 6). Только сильный ростовой, а также порослевые побеги (обычно вегетативные) продолжают медленно расти до июля—начала августа. В связи с этим у *S. richteri* наибольшие величины продуктивности наблюдаемого фотосинтеза (100—160 мг CO_2/г·день) отмечаются в мае (Вознесенский, 1974).

В июне—июле желтеют и опадают листья укороченных побегов, затем — нижние листья на удлиненных побегах. К концу вегетации у отплодоносивших генеративных побегов большая часть их оси отмирает. У порослевых и ростовых побегов значительная часть сохраняется и зимует (рис. 6, *3а*, *4а*).

Таким образом, период активной вегетации солянки Рихтера длится 200—220 дней. Высокие температуры летних месяцев благоприятны для роста и развития ее побегов.

К этой же группе относится *Aellenia subaphylla*, которая по характеру развития и темпам роста побегов очень близка к солянке Рихтера. Период ее генеративного развития также приходится на самые жаркие летние месяцы и равен 160—180 дням.

3. Весенне-летне-осеннезеленые растения с периодом летнего полупокоя (иногда покоя) и зимнего покоя.

а) К ранозацветающим, до образования соцветий у которых формируется несколько (2—4) новых узлов и листьев, относятся: кустарник *Astragalus paucijugus*[4] и полукустарник *Smirnowia turkestana*. Оба вида имеют малую продолжительность жизни. Начало вегетации этих растений в зависимости от метеорологических условий сильно меняется. Формирование первых листочков у астрагала малопарного отмечено в феврале—начале марта. В середине марта в пазухах 3—4-го листьев (считая от основания годичного побега) начинают развиваться соцветия. В период интенсивного роста соцветия верхушечный рост почки вегетативного побега сильно тормозится. В конце марта—начале апреля растения зацветают, но на верхушках соцветий бутоны остаются еще плотными. В соцветии 5—18 цветков, которые раскрываются в акропетальном порядке. Цветение отдельных особей в пределах популяции растягивается до 20—25 дней (рис. 7). При этом обычны случаи, когда верхние цветки соцветия еще заканчивают цветение, а нижние уже находятся в подфазе массового формирования плодов. После отцветания большей части цветков в соцветиях (в середине апреля) верхушечная почка возобновляет рост и продолжается формирование вегетативной части побега. В последней декаде мая происходит массовое формирование плодов, а в конце мая—июне растрескиваются и опадают бобы (рис. 7). Таким образом, период генеративного развития астрагала малопарного продолжается 75—80 дней.

Наиболее интенсивный рост вегетативных побегов (по данным 1966 г.) астрагала отмечен в апреле—мае (рис. 7). В процессе роста среди вегетативных побегов дифференцируются укороченные и удлиненные. Укоро-

[4] Ротов (1964) этот вид относит к весенне-летневегетирующим.

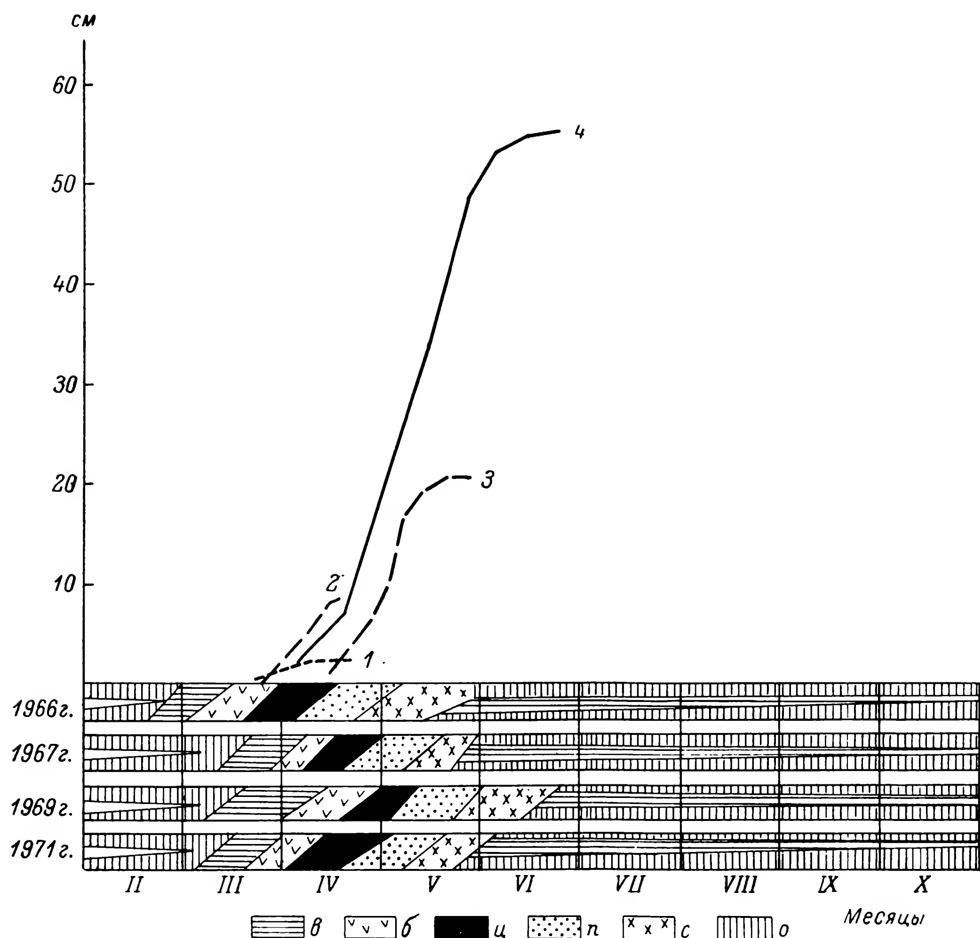


Рис. 7. Фазы развития и кривые роста побегов *Astragalus paucijugus.*

в — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *с* — сбрасывание плодов, *о* — отмирание; побеги: *1* — укороченный, *2* — генеративный, *3* — слабый ростовой, *4* — сильный ростовой. Кривые роста побегов относятся к 1966 г.

ченные побеги обычно слабые (до 3—5 см длины), они развиваются ранней весной в основании или на верхушках перезимовавших ростовых побегов. Как правило, они ассимиляционные. Иногда на них возникают генеративные побеги, которые редко плодоносят. Отмирают эти побеги раньше других (к середине мая). Удлиненные побеги представлены мощными и слабыми ростовыми. Первые обычно полностью одревесневают и зимуют, они являются ведущими в структуре куста, вторые нередко отмирают вслед за укороченными побегами. В пазухах нижних листьев (3—4-й узлы) удлиненных побегов зрелых особей развиваются генеративные побеги. Они специализированные, представлены цветоносом с цветочной кистью. В других пустынях, например, в Таукумах, также имеются выделенные типы побегов и со свойственным им характером роста, но длина их изменяется (Байгозова, 1967, 1970).

Наиболее интенсивным и продолжительным ростом (с апреля по июнь) отличаются сильные ростовые побеги, которые достигают длины 60—100 см и несут до 20 листьев. В период наиболее быстрого роста побегов отмечается и самая высокая (от 100 до 200 мг CO_2/г·день) продуктивность фотосинтеза (Вознесенский, 1974). Со второй половины мая и в июне интенсивность роста сильных ростовых побегов снижается, 1—3 верхних узла отмирают. Весь прирост побега, за исключением этих верхних узлов у астрагала малопарного, сохраняется. Первые листья и укороченные побеги отмирают в середине мая, массовое опадение листьев наблюдается

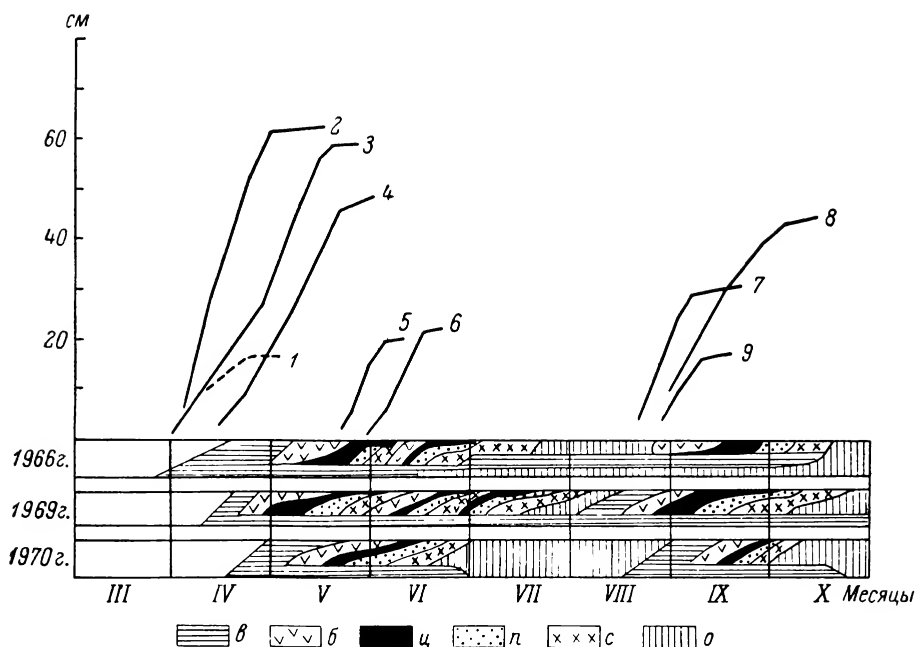


Рис. 8. Фазы развития и кривые роста побегов *Aristida karelinii.*

в — вегетация, *б* — выход в трубку и колошение, *ц* — цветение, *п* — плодоношение, *с* — сбрасывание плодов, *о* — отмирание. *1, 5, 6, 7, 9* — длина боковых побегов различных генераций; *2, 3, 4, 8* — длина ростовых побегов. Кривые роста побегов относятся к 1966 г.

с наступлением жары, в конце мая—июне. В отдельные годы отмечается вторичная, осенняя вегетация, но зимующая часть ростовых побегов остается серо-зеленой до весны следующего года. Как отметил еще Паульсен (Paulsen, 1912) и подтверждено нашими анатомическими исследованиями, годичный побег имеет ассимиляционную ткань, состоящую из четырех слоев столбчатой хлорофиллоносной паренхимы. Это обусловливает зеленый вид побегов. Период активной вегетации астрагала малопарного обычно колеблется от 90 до 120 дней, но в отдельные годы за счет осеннего возобновления роста побегов он возрастает до 210 дней. В жаркий период лета, осенью и в теплые дни зимы, вероятно, продолжается слабый фотосинтез у зеленых годичных побегов растений. Таким образом, астрагал малопарный — типичный среднеазиатский вид с признаками вечнозеленого растения. Это сближает его с видами средиземноморского происхождения.

Полукустарник *Smirnowia turkestana* по ритму развития очень близок к описанному виду, но имеет еще более короткий период роста побегов и генеративного развития.

В течение трех из шести лет наблюдений у этого растения было отмечено осеннее возобновление.

б) Виды со средними сроками цветения, у которых до развития цветков образуется много узлов и листьев. В отличие от растений других групп эти виды в благоприятные годы обнаруживают способность к продолжительному побегообразованию и многократному ветвлению главных и боковых осей. Благодаря этому происходит почти непрерывное образование новых побегов более высоких порядков, на которых возникают все новые генерации листьев и соцветий. К таким видам относятся изученные нами *Aristida karelinii*, *Heliotropium arguzioides*, *Convolvulus korolkovii* и др.

Рассмотрим спектр развития и кривую роста побегов *Aristida karelinii* (рис. 8). У этого вида в апреле—мае образуются мощные ростовые побеги, которые ветвятся по всей длине стебля; в результате образуется до 7—8 порядков побегов (Стешенко, 1971). Каждый новый побег в короткие

сроки проходит все фазы генеративного развития, поэтому в конце мая—июне на растениях можно найти побеги, одновременно находящиеся в различных фазах развития — выхода в трубку и колошения, цветения, плодоношения (рис. 8).

Дневная продуктивность фотосинтеза аристиды Карелина является максимальной среди изученных пустынных растений (460 мг CO_2/г·день) (Вознесенский, 1974) и приходится на период наиболее интенсивного роста ее мощных ростовых побегов. В период летней жары и в очень засушливые годы (например, в 1970 г.) образуется только 2—3 порядка боковых побегов, а летне-осенняя вегетация может быть слабой или вовсе отсутствовать. Но во влажные годы (1969) к концу августа—в сентябре вегетация снова усиливается (рис. 8).

У гелиотропа, так же как у аристиды Карелина, на протяжении вегетации может образоваться до 5—7 порядков побегов и более; все они последовательно вступают в фазы генеративного развития; для этого вида характерно осеннее отрастание побегов (Акыева, 1972).

Таким образом, ритм развития этой группы растений очень лабилен и находится в полной зависимости от метеорологических условий. Продолжительность периода вегетации и роста во влажные годы удлиняется (до 230 дней), а в сухие сокращается (до 95—110 дней).

Различия в ритмике развития и цветения, а также в росте побегов у растений, произрастающих в одинаковых климатических условиях песчаной пустыни Каракумы, вероятно, следует связать с историей этих видов. Виды этой пустыни мигрировали из разных мест. Так, эфедра, песчаная акация и кандым являются типичными среднеазиатскими эндемами (Коровин, 1961—1962). Развитие их генеративной сферы протекает быстро весной, до наступления жары. Ареал видов саксаулов простирается от пустыни Гоби в Монголии до пустынь Аравийского полуострова (Лавренко, 1962). Развитие их своеобразно: они цветут весной, а плодоносят осенью. Очаги формирования секции *Arbuscula* (сем. *Chenopodiaceae*), в которую входит *Salsola richteri*, по мнению В. П. Бочанцева (1969а, б), находятся в области Северной Африки, Передней и Средней Азии. Поэтому развитие генеративной сферы этого вида нормально протекает в наиболее жаркий летний период. Роды *Aristida*, *Convolvulus* и *Heliotropium*, по мнению Р. Ю. Рожевица (1937), Ю. С. Григорьева (1955), Е. М. Лавренко (1962), Б. А. Быкова (1968) и других, являются выходцами из сухих саванн тропической Африки. Вследствие этого рост и развитие их сильно изменяются в зависимости от температуры и условий увлажнения. В благоприятные годы (1967, 1969 и др.) на протяжении одного периода вегетации растения многократно цветут и плодоносят. В сухие годы, при наступлении сильной жары, развитие их побегов прекращается в любой фазе.

Приспособление к условиям жаркой пустыни у всех изученных видов выражается в высокой специализации побегов. Она касается не столько опадающих генеративных, сколько вегетативных побегов. Среди последних имеются однолетние ассимиляционные и многолетние, участвующие в формировании структуры растений (слабые ростовые, ростовые и порослевые).

Общей чертой всех изученных нами видов является интенсивный рост побегов всех типов в течение апреля—мая, но максимального развития побеги различных видов достигают в разные сроки.

По продолжительности роста многолетних побегов можно выделить следующие группы:

1. Виды, побеги которых растут 50—65 дней (*Ephedra strobilacea*, *Astragalus paucijugus*, *Calligonum setosum*, *Eremosparton flaccidum* и др.). В конце мая—начале июня, когда рост завершается, растения имеют наибольшее число зеленых побегов.

2. Виды, у которых рост побегов длится 75—90 дней и завершается в июне—начале июля (*Ammodendron conollyi*, *Calligonum arborescens*, *C. caput-medusae* и др.).

3. Виды, у которых рост побегов продолжается 90—150 дней и более (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Salsola richteri*, *Aellenia subaphylla*). Рост боковых и порослевых побегов завершается в августе—начале сентября. В этот период растения несут наибольшее число зеленых побегов.

4. Виды, у которых продолжительность роста побегов резко меняется в различные годы (*Aristida karelinii*, *Heliotropium arguzioides*, *Smirnowia turkestana* и др.). В сухие годы он продолжается не более 65—75 дней, во влажные — 150—200.

Выявленные различия в периодах роста побегов многолетних видов объясняют, почему в жаркой пустыне Каракумы на протяжении всего летнего периода имеются зеленые побеги, которые отличаются высокими кормовыми качествами (Нечаева, 1958; Нечаева, Приходько, 1959; Мирошниченко, 1974).

Выводы

1. У многолетних растений песчаной пустыни Каракумы в различные годы наблюдаются значительные сдвиги в наступлении разных фаз развития. Однако присущий им тип ритмики сохраняется. По продолжительности вегетации выделены 3 группы растений: а) вечнозеленые; б) весенне-летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя; в) весенне-летне-осеннезеленые с летним полупокоем и зимним периодом покоя.

2. Ритм фенологического развития многолетних изученных видов отражает их биологические особенности: а) зимнезеленость эфедры сочетается с быстрым ростом новых побегов и прохождением всех фаз генеративного развития; б) у видов саксаула при быстром росте генеративных побегов и зацветании очень замедленно формируются плоды, их созревание сдвинуто на осень; в) переход в фазу цветения у одних видов растений (саксаулы, кандымы, астрагал) происходит до начала усиленного роста вегетативных частей побегов, у других (песчаная акация, аристида и т. п.) — в период их интенсивного роста, у третьих (солянка Рихтера, эллення и др.) — накануне периода окончания роста.

3. У изученных видов выявлены различные типы побегов: укороченные и удлиненные, а среди удлиненных — слабые и мощные ростовые, порослевые и генеративные.

4. Рост каждого побега у всех видов происходит по одновершинной кривой. Различные типы побегов растут с неодинаковой скоростью и в разные сроки. Первыми завершают рост и быстро отмирают укороченные побеги, затем — генеративные, вслед за ними ассимиляционные и слабые ростовые. Наиболее длительным ростом (до 150 дней) характеризуются ростовые и порослевые побеги. Они одревесневают на значительном протяжении, зимуют и становятся ведущими (в кроне).

5. Благодаря неодновременному росту побегов многолетние растения пустыни Каракумы на протяжении всего вегетационного периода имеют зеленые части, которые служат кормом для скота.

ЛИТЕРАТУРА

Акыева М. (1972). Фенологическое развитие некоторых корнеотпрысковых травянистых многолетников в Каракумах. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Антонова К. Г. (1967). Продуктивность надземной массы растительности пустыни Центральные Каракумы в связи с метеорологическими условиями. Автореф. канд. дисс. Ашхабад. — Арциховский В. М. (1928). Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XIX, 4. — Байгозова Г. А. (1967). Фенологические наблюдения в астрагальнике. Матер. конф. молодых ученых (март, 1967). Алма-Ата. — Байгозова Г. А. (1970). К биологии астрагала малопарного (*Astragalus paucijugus* C. A. Mey.). Бот. ж., 55, 9. — Беркутенко А. Н. (1975). Определитель растений Репетекского заповедника (Туркменская ССР). — Благовещенский Э. Н. (1968). О пустынном типе растительности. Проблемы освоения пустынь, 5. — Бобровская Н. И. (1969). Новые данные о величинах водного дефицита пустынных растений. Бот. ж., 54, 7. — Бочанцев В. П. (1969а). Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения. Бот. ж., 54, 7. — Бочанцев В. П. (1969б). Род *Salsola* L. (состав, история развития и расселения). Реф. докл. по опубл. работам вместо докт. дисс.

Л. — Бочанцева З. П. (1944). Материалы по биологии цветения и эмбриологии черного саксаула (*Haloxylon ammodendron* Bge.). Бот. ж., 29, 1. — Быков Б. А. (1968). О происхождении песчаной растительности Средней Азии и Казахстана. Проблемы освоения пустынь, 1. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, 62, 14. — Вознесенская Е. В., А. П. Стешенко (1974). Морфологические и анатомические особенности побегов саксаула. Бот. ж., 59, 1. — Вознесенский В. Л. (1974). Интенсивность, динамика и адаптационные особенности углекислотного газообмена растений жарких пустынь (на примере Юго-Восточных Каракумов). Автореф. докт. дисс. Л. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительноэкологическое исследование ксерофилизации высших растений. — Дубровский В. П., Н. С. Нардина. (1963). Влияние поздневесенних заморозков на древесно-кустарничковую растительность Юго-Восточной Туркмении. Изв. АН Туркм. ССР, 1. — Ильин М. М. (1936). Род *Haloxylon* Bge. Флора СССР, VI. — Кинзикаева Т. К. (1968). Род *Haloxylon* Bge. Флора Таджикской ССР, III. — Кокина С. И. (1935). Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Кара-Кумы. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 4. — Коровин Е. П. (1961—1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, кн. 1 и 2. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. — Леонтьев В. Л. (1954). Саксауловые леса пустыни Кара-Кум. — Мирошниченко Ю. М. (1974). Биологическая продуктивность асс. Haloxylon ammodendron—Carex physodes в Восточных Каракумах. Растит. ресурсы, 10, 3. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Каракумов (Репетек). Тр. Репетек. песчано-пустын. станции, 3. — Михельсон Е. Г. (1964). Влияние поздневесенних заморозков на развитие растительности Репетекского заповедника в Юго-Восточных Кара-Кумах. Уч. зап. Туркм. гос. пед. инст., сер. биол.-геогр. наук. Чарджоу. — Мухаммедов Г. (1967). Биология и экология хвойника шишконосного (*Ephedra strobilacea* Bge.) в пустыне Каракумы. Автореф. канд. дисс. Ашхабад. — Нардина Н. С. (1961). Фенология растительности Репетекского заповедника в в 1957—1959 гг. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол., 6. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Нечаева Н. Т., С. Я. Приходько. (1959). Биологические особенности пустынных растений и опыт использования их для улучшения пастбищ. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXIV, 1. — Нечаева Н. Т., В. К. Василевская, К. Г. Антонова. (1973). Жизненные формы растений пустыни Каракумы. — Петров М. П. (1935). Развитие корневых систем кустарников пустыни Каракумы. В кн.: Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 4. — Радкевич О. Н. (1934). Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Каракумы. В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. М.—Ташкент. — Радкевич О. Н., В. К. Василевская. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 1, 1. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Ротов Р. А. (1956). Об изучении ритмики сезонного развития растений песчаной пустыни. Изв. АН Туркм. ССР, 6. — Ротов Р. А. (1959). Биолого-морфологические особенности древесно-кустарничковых жизненных форм растений песчаной пустыни Каракумы. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., 100, 5. — Ротов Р. А. (1964). Сезонное развитие растений Репетекского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXIX, 5. — Ротов Р. А. (1969). Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. — Стешенко А. П. (1971). Особенности роста и ветвления побегов у злака *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Бот. ж., 56, 5. — (Стешенко А. П.) Steshenko A. P. (1972). On development of form in some plants of Karacum sandy desert. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. Intern. Symposium USSR. Leningrad, 1972. — Суслова М. И. (1935). Рост побегов и опадание ассимилирующих органов у деревьев и кустарников песчаной станции Кара-Кум. В кн.: Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 4. — Тогызаев Р. (1968). Развитие растительности Репетекского заповедника в зависимости от метеорологических условий. Проблемы освоения пустынь, 1. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгол. комисс., 56. — Якшина А. М. (1958). К биологии *Haloxylon ammodendron* (C. A. M.) Bunge в пустынной степи Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 43, 2. — Paulsen O. (1912). The second Danish Pamir Expedition. — Späth H. L. (1912). Der Johannistrieb.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 IV 1976.

SUMMARY

During 10 years the developmental rhythm and the growth of shoots in 20 species of perennial plants of the Karakum sand desert (railway station Repetek) have been studied. Against the fluctuations of weather conditions 3 main plant groups were distinguished

according to the duration of vegetation: the evergreen plants; the spring-summer-autumngreen plants with a period of winter repose and spring-summer-autumngreen plants with summer semirepose and a period of winter repose. Within each of these groups subgroups were isolated according to flowering terms, the rates of growth and general developmental rates. In species studied during the process of growth different types of shoots are formed: shortened and elongated, vegetative and reproductive, dying and hibernating. Differences in developmental rhythms are briefly considered in connection with the history of these species. Successive growth of shoots of different types in perennial species provides the presence of green parts in them during the whole summer period.

УДК 581.5 : 581.46 : 582.628.2 (479.224)

Н. В. Дгебуадзе, М. П. Солнцева

АНТЭКОЛОГИЯ *CARYA ILLINOINENSIS* (WANGENHEIM) K. KOCH *(JUGLANDACEAE)* В АБХАЗИИ

N. V. DGEBUADZE, M. P. SOLNTSEVA. ANTECOLOGY OF *CARYA ILLINOINENSIS* (WANGENHEIM) K. KOCH (*JUGLANDACEAE*) IN ABHAZIA

Изучены морфология цветка и экология цветения *Carya illinoinensis.* Установлено наличие признаков структурной и динамической анемофилии. Собранные в соцветия цветки раздельнополые, невзрачные, околоцветник выражен слабо, сережки легко раскачиваются, пыльца обильная и легко разносится ветром. Рыльца имеют большую поверхность и длительное время сохраняют жизнеспособность. Цветение тычиночных цветков приурочено к послеполуденному времени — с 15 до 18 час. — и характеризуется порционным типом рассеивания пыльцы. Женские цветки имеют свободно экспонированное рыльце, что обеспечивает возможность многократного опыления. Отмечены разные типы дихогамии — протерандрия и неустойчивая дихогамия.

Пекан *Carya illinoinensis* (Wangenheim) K. Koch — реликтовое, однодомное, раздельнополое растение из семейства *Juglandaceae.* Место естественного произрастания — южные и юго-восточные районы Северной Америки, бассейны рек Миссисипи, Колорадо и Огайо. Издавна известен в культуре как ценное орехоплодное растение, обладающее сочетанием полезных свойств.

Перспективы широкого использования этого вида в плодоводстве, лесоводстве, декоративном садоводстве, при агролесомелиоративных работах (Озол, Хорьков, 1958), а также его реликтовость, раздельнополость и наличие дихогамии делают его весьма интересным объектом исследования. Межродовая гибридизация этого растения с целью повышения продуктивности и качества плодов (Калмыков, 1954; Ровский, 1956; Лебединец, 1969, и др.) намечает пути улучшения его сортов посредством селекции. Однако для этого необходимо точное знание антэкологии пекана.

В литературе имеются сведения по биологии пекана. Данные о заложении и дифференциации генеративных почек, сроках цветения и завязываемости плодов приводятся в работах Вудрофов (Woodroof J. G., N. C. Woodroof, 1926, 1927). Описание соцветий и цветков в роде *Carya* Nutt. наряду с другими представителями семейства *Juglandaceae* содержатся в работах Меннинга (Manning, 1938, 1940, 1948, 1962). Отечественными исследователями (Кроткович, 1952; Бушина, 1958; Стребкова 1958а, б — она же Троянская, 1964; Лебединец, 1969) проведены наблюдения за сроками цветения и установлены типы дихогамии у разных сортов пекана. Исследования того же плана (изучение фенологии и подбор сортов-опылителей) проводились и в условиях Сухуми (Кварацхелия, 1962, 1967; Хашба, 1969).

Однако во всех имеющихся работах отсутствуют данные о ритмике распускания цветков, продолжительности цветения при разных погодных условиях, о сроках наступления и длительности фазы цветения тычиночного и пестичного цветков, а также о влиянии погодных условий на тип дихогамии и т. д. Для выяснения этих вопросов было проведено настоящее исследование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами изучения являлись пеканы, произрастающие в Сухумском ботаническом саду АН Грузинской ССР, в возрасте 55 лет (сорта Варрик и Томас), за цветением которых велись тщательные наблюдения. Кроме того, производились наблюдения за 11 сортами (Буссерон, Буттерик, Варрик, Вестерн-Шлей, Куртис, Майор, Поссей, Стюарт, Томас, Фротчер, Шлей), выращиваемых на Сухумской опытной станции субтропических культур Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства (возраст деревьев 45 лет).

Наблюдения по экологии и суточной ритмике цветения проводились в мае—июне 1973—1975 гг. Количественный учет раскрывания цветков в зависимости от погодных условий осуществлялся на 10 тычиночных и 20 пестичных соцветиях с интервалом в 1 час для тычиночных и в 2 часа для пестичных. В момент массового цветения деревьев наблюдения велись ежедневно (в течение 3—5 дней) с 14 до 18 час. непрерывно, а учет за вскрывшимися цветками и пыльниками проводился через каждые 30 мин. Одновременно измерялись температура и относительная влажность воздуха психрометром Ассмана на уровне соцветий (5 м от земли).

Исследование проведено по программе, разработанной А. Н. Пономаревым (1960, 1970).

На родине пекана климат субтропический, характеризующийся муссонной циркуляцией воздуха (Витвицкий, 1953; Власова, 1961). Средняя температура наиболее холодного и наиболее теплого месяцев составляет 2.6 и 26.1°, средняя абсолютных годовых минимумов — 15.8°, абсолютный минимум — 26.5°, годовое количество осадков колеблется в пределах 750—1407 мм (Агроклиматический атлас мира, 1972).

Климат прибрежной полосы Абхазии влажный и теплый, субтропического типа, с жарким летом и незначительными сезонными колебаниями количества атмосферных осадков. В теплое время года он приближается к японским субтропикам, а в холодное — к сутропикам Средиземноморья (Куфтырева и др., 1961). В Сухумском ботаническом саду средняя температура января составляет 5.8°, среднее абсолютных годовых минимумов — 3°, абсолютный минимум — 14°. Годовое количество осадков варьирует от 1371 до 1478 мм (Справочник по климату СССР, 1967, 1970).

Сроки цветения пекана в северных частях естественного ареала приурочены к маю и июню, а в южных частях приходятся на март и апрель (Woodroof J. G., N. C. Woodroof, 1926; McKay, 1947). Цветение пекана в Сухуми по срокам совпадает с его цветением в северных частях естественного ареала, т. е. происходит в мае—июне.

Май и июнь в Сухуми характеризуются несколько меньшей температурой воздуха, чем на его родине, и меньшим количеством осадков (109 и 103 мм в Сухуми, 116 и 129 мм в Канзас-Сити). Среднесуточная температура воздуха в период цветения в Сухуми в 1967, 1969, 1970, 1973, 1974 и 1975 гг. была на 2—3° ниже средней многолетней, а относительная влажность на 4—5% выше.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цветки видов сем. *Juglandaceae* по своему строению приспособлены к ветроопылению. Пеканы являются типичнейшими анемофилами. Раздельнополость, упрощение строения некоторых элементов цветка, редукция числа и размеров чашелистиков и прицветников, уменьшение числа тычинок, удлинение цветоложа, — все это считается следствием перехода этих растений от первичного насекомоопыления ко вторичному ветроопылению в результате изменения условий существования (Manning, 1938, 1948, 1962; Буш, 1940, 1944; Гроссгейм, 1945; Тахтаджан, 1948; Жуковский, 1964, и др.).

Тычиночные цветки пекана собраны в сережки (рис. 1, вклейка), а относительно пестичного соцветия нет единого мнения. Одни исследова-

тели относят пестичные соцветия *Juglandaceae* к колосу (Manning, 1962), другие полагают, что у этого семейства пестичные соцветия являются кистью (Щепотьев, 1956; Орлова, 1970); у некоторых представителей этого семейства (*Pterocarya*) они собраны в сережки (Ильинская, 1953). А. И. Троянская (1964) пестичное соцветие пекана рассматривает как колосковое, также оно описано в труде «Деревья и кустарники СССР» (Соколов, 1951).

На наш взгляд, пестичное соцветие пекана следует считать простым колосом (рис. 3, вклейка).

Тычиночные цветки, соцветия и ритм цветения. Сережки располагаются по 3 на укороченных побегах (рис. 1, *2*), которые в свою очередь находятся на побегах прошлого года. По 2—4 укороченных побега располагаются около листовых рубцов, на прошлогоднем приросте обычно имеется 5—7 таких групп (рис. 1, *1*).

Тычиночный цветок (рис. 1, *3*) очень специализирован, с трехчленным околоцветником и 4—7 тычинками; тычинки имеют четырехгнездные пыльники и очень короткие нити, вследствие этого пыльники неподвижны. В молодой сережке цветок прикрыт твердым кроющим листом.

Число сережек на одном годичном побеге (приросте прошлого года) у разных сортов различно так же, как и число тычиночных цветков в сережке (табл. 1). У сорта Варрик число сережек на цветущем побеге почти в 2 раза больше, чем у сорта Томас. Сережки более длинные у сорта Варрик (табл. 2), тычиночных цветков у него тоже больше, чем у сорта

ТАБЛИЦА 1

Число сережек на одном годичном побеге и количество тычиночных цветков и тычинок в одной сережке у *Carya illinoinensis*

Сорт	*n*	Число сережек на одном побеге	*t*	Число цветков в сережке	*t*	Число тычинок в одной сережке	*t*	Число тычинок, приходящихся на одну сережку: в 4-тычиночных цветках	*t*	в 5-тычиночных цветках	*t*	в 6-тычиночных цветках	в 7-тычиночных цветках
Варрик	25	14.4±1.6	3.1	162.5±2.1	19.6	675.3±21.2	3.2	549.3±10.1	21.2	126.0±11.1	1.3	—	—
Томас	25	7.6±1.5		90.4±3.0		457.0±46.5		154.1±15.6		146.6±10.2		97.5±13.3	58.8±7.4

ТАБЛИЦА 2

Размеры сережек *Carya illinoinensis* (в см)

Сорт	*n*	Во время распускания цветков: длина	*t*	ширина	*t*	Во время пыления: длина	*t*	ширина	*t*
Варрик	25	12.10±0.20	4.9	0.040±0.008	6.5	13.1±0.3	3.5	0.48±0.08	16.0
Томас	25	9.90±0.04		0.760±0.108		11.6±0.3		1.20±0.02	

Томас (табл. 1). Расчет числа цветков на 1 см длины сережки показал, что у сорта Варрик цветки в сережке располагаются плотнее (12.5 цветка на 1 см), чем у сорта Томас (7.7 на 1 см). У сорта Варрик в одном цветке преимущественно 4 тычинки или 5 (их отношение 4 : 1), а у сорта Томас примерно одинаковое число цветков с 4-я и 5-ю тычинками, но встречались также и цветки с 6-ю и 7-ю тычинками, каких совсем не обнаружено у сорта Варрик.

Весной, в конце марта—начале апреля начинается раскрывание генеративных почек. В основании растущего побега появляются двулистные обвертки, скрывающие молодые сережки. Молодые цветки в сережке сильно сближены, и каждый из них находится под кроющим листом.

Сережки появляются 4—30 IV, а цветки еще долго остаются под кроющими листьями. Отгибание кроющего листа происходит одновременно с распусканием тычиночного цветка, когда раскрываются доли околоцветника. Раскрывание цветков у сорта Варрик происходит, когда сережка достигнет длины 12 см, а у сорта Томас — при длине сережки около 10 см (табл. 2). Обычно это имеет место 8—15 V, т. е. за 10—17 дней до начала пыления. Раскрывание частей околоцветника тычиночного цветка происходит в течение трех суток. Сначала раскрываются цветки в средней части сережки, затем базальные и, наконец, апикальные.

Для тычиночных цветков нами выделены следующие фазы: 1) начало распускания — части цветка едва заметно раздвигаются; 2) полное распускание — доли околоцветника раскрываются, плотно сомкнутые пыльники слегка расходятся и одновременно выставляются наружу из околоцветника; 3) пыление — от вскрывания первого пыльника до конца пыления всех пыльников; 4) отцветание — пыльники полностью опустошены и высыхают; после того как все цветки на сережке буреют и завядают, последние опадают. Это происходит через 3—5 дней после пыления. Продолжительность жизни тычиночного цветка мы определяли промежутком времени от начала его раскрывания до конца пыления и высыхания пыльников.

Нормальное развитие цветка происходит в пределах 14—30°, но оптимальной является температура 18—24°. При температуре ниже 14° развитие цветка приостанавливается и переход его из одной фазы в другую не происходит. Относительная влажность слабее влияет на смену фаз развития, которое осуществляется в пределах относительной влажности воздуха 30—95%.

Суточный ход распускания частей околоцветника тычиночных цветков характеризуется резко выраженным пиком в послеполуденное время между 14 и 16 час. (рис. 2).

Повышение температуры и понижение влажности воздуха в послеполуденные часы стимулируют массовое раскрывание тычиночных цветков. В 1973—1975 гг. максимум в раскрывании тычиночных цветков достигался при температуре 16—22° и относительной влажности воздуха 55—88%.

В цветке сначала вскрываются 1—2 пыльника, а затем остальные. Положение цветка в сережке не влияет на начало пыления; раскрывшиеся пыльники могут быть как в ее базльной, так и в апикальной частях.

Для раскрывания пыльников и их пыления в условиях Сухуми оптимальными являются температуры 18—28° и относительная влажность воздуха 45—78%. Максимум раскрывания пыльников наблюдается всегда в послеполуденное время, между 15 и 18 час. Пыление происходит в теплую ясную погоду при незначительных колебаниях температуры и относительной влажности воздуха. Нижним порогом пыления является температура 17°. Прохладная, а также дождливая и пасмурная погода препятствует цветению, задерживая или растягивая его на несколько дней. Отрицательно сказываются на пылении температура выше 28—30° и относительная влажность воздуха выше 80%; они тормозят и прерывают пыление. При благоприятных погодных условиях цветки пылят 16—19 час.

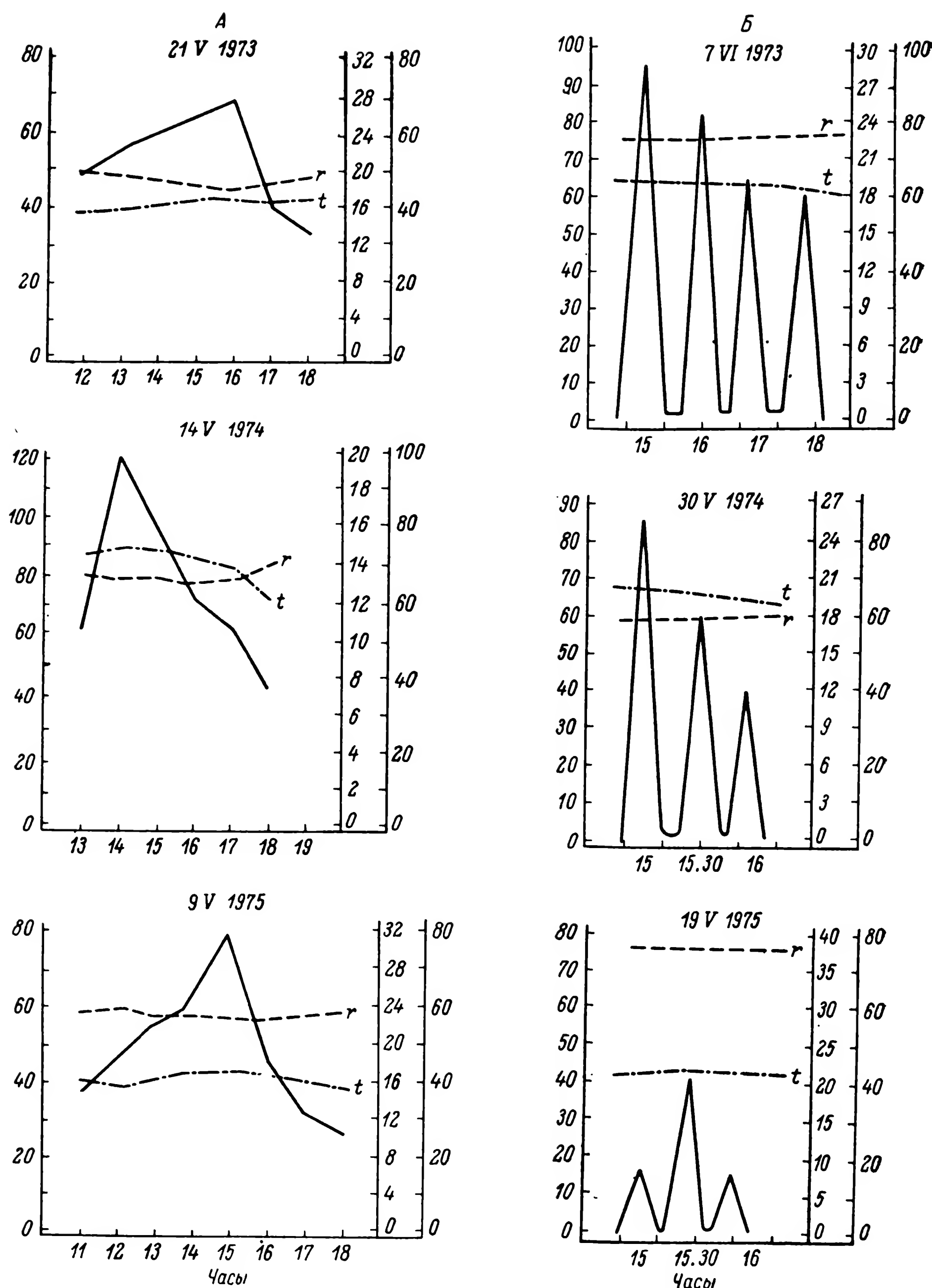


Рис. 2. Ход раскрывания и пыления цветков *Carya illinoinensis* (сорт Варрик) в 1973—1975 гг.

На оси абсцисс — время суток, *на оси ординат*: *слева* — число раскрывшихся цветков, *справа* — температура и относительная влажность воздуха.
А — раскрывание цветков, *Б* — пыление цветков.
Сплошные линии — кривые раскрывания и пыления цветков, *t* — температура воздуха, *r* — относительная влажность воздуха.

и затем отмирают, а при неблагоприятных — этот период увеличивался до 3—4 суток.

За все годы наших исследований ни разу не было отмечено отклонений от послеполуденного типа пыления; оно происходило в одни и те же часы (15—18 час.) за исключением 1971 и 1972 гг. В эти годы период пыления из-за повышенной температуры и низкой относительной влажности переместился на 16—20 час.

Раскрывание пыльников первоначально в единичных цветках сережек предвещает близость наступления пыления всего дерева. Вскрывание пыльника происходит сразу по всему шву, и пыльца из тычинок высыпается за какую-то долю секунды. Пыление начинается взрывчато, сначала лишь у нескольких сережек на дереве, и длится 10—20 мин., затем наступает спад до полного прекращения пыления. Пыление возобновляется через 15—30 мин., но происходит уже определенными порциями Оно повторяется неоднократно между 15 и 18 час. Продолжительность пыления пыльников отдельного цветка составляет 2—3 часа и зависит от погоды. Часто раскрывшиеся после полудня пыльники одного цветка или сережки не успевают за это время полностью освободиться от пыльцы, тогда высыпание пыльцы из вскрывшихся накануне пыльников возобновляется на другой день утром между 9 и 11 час. — до наступления дневного максимума температуры и минимума относительной влажности воздуха; при этом не наблюдается взрывов пыления.

В период взрыва пыления над кроной дерева поднимается целое облако пыльцы, которое при легком ветре относится к другим деревьям. Следует отметить, что именно в это время суток (с 15 час.) в районе Сухуми наблюдается легкое движение воздуха (бриз), способствующее переносу пыльцы. Пыльца гладкая, легкая и далеко разносится ветром.

На основе наблюдений за суточным ходом пыления были построены три графика (рис. 2). В сережках в годы наблюдений в среднем было 93—102 цветка. Как видно на рис. 2, *Б*, в 1973 г. после полудня наблюдалось четыре взрыва пыления, при этом первый пик пыления приходился на 15 час. и длился до 15 ч. 10 м., затем после 30-минутного перерыва начался следующий взрыв пыления, который длился столько же времени, однако в это время вскрывалось несколько меньше цветков, чем в первый раз. Третий взрыв наблюдался спустя 20 мин. после второго и приходился на 17 час. В это время раскрылось цветков еще меньше, чем в предыдущий раз. Четвертый взрыв произошел через 30 мин. и достиг пика в 18 час. Цветков раскрылось еще меньше. С 16 час. отмечались незначительное понижение температуры (на 1—2°) и слабое повышение относительной влажности воздуха.

В 1974 г. наблюдалось три взрыва пыления, и самым интенсивным был первый, в 15 час., последующие оказались более слабыми и пыление закончилось в 16 ч. 15 м.

В 1975 г. отмечалось три пика пыления, причем самым значительным был второй, с максимумом в 15 ч. 30 м., но в это время вскрылось лишь меньше 50 цветков.

Таким образом, у пекана явно выражены приспособления к ветроопылению. Об этом свидетельствуют наличие у тычиночных цветков небольшого числа членов околоцветника (только четыре) и его слабое развитие, наличие сережек, обилие пыльцы, ее легкость и летучесть, послеполуденный тип пыления, когда температура воздуха достаточно высока, но не превышает 28°, а относительная влажность не очень велика (не выше 80%), а также взрывчатый и порционный характер пыления; все это говорит о высокой степени специализации пекана к анемофилии.

Пестичные цветки, соцветия и ритм цветения. В пестичном соцветии пекана (простой колос) от 3 до 11 цветков (рис. 3, см. вклейку). Развивается оно весной из верхушечной почки. Вначале пестичные соцветия прикрыты молодыми листьями, затем по мере развертывания листьев и роста осей этих соцветий происходит их выдвижение. При достаточно высокой температуре воздуха (14—28°) развитие побега из верхушечных почек происходит очень быстро и пестичные соцветия появляются на верхушках побегов в течение 3 суток.

Ко времени цветения не все цветки оказываются одинаково развитыми; верхушечные недоразвиваются и 3—4 из них опадают. С начала роста соцветий наблюдается очень быстрое развитие цветков и за 8—11 суток они достигают зрелости. С момента выдвижения пестичных соцветий зуб-

чики околоцветника в цветках отгибаются, в дальнейшем в процессе цветения движение околоцветника не происходит.

Пестичный цветок в зрелом состоянии имеет сросшийся (Manning, 1948) с завязью околоцветник, заканчивающийся на верхушке четырьмя отгибающимися кнаружи зубчиками, над которыми расположено сидячее двулопастное рыльце (рис. 3, *3*). Рыльце мощное, его лопасти направлены кверху и имеют вид рогов, их поверхность покрыта множеством сосочков. В период зрелости цветка поверхность рыльца увлажняется.

Сорта пекана различаются по количеству цветков в соцветиях; так, ко времени цветения у сорта Варрик цветков в соцветии почти в 2 раза больше, чем у сорта Томас (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Число пестичных цветков *Carya illinoinensis* на одном соцветии и их размеры (в см) во время цветения

Сорта	n	Число цветков	t	Размеры цветков			
				длина	t	ширина	t
Варрик	25	4.36±0.11	6.9	0.68±0.016	2.3	0.29±0.079	1.5
Томас	25	2.80±0.25		1.12±0.090		0.40±0.012	

У пестичного цветка части околоцветника развиты слабо, и поэтому переход цветка из одной фазы в другую уловить очень трудно.

Изучение цветения пестичного цветка осложняется тем, что отсутствует фаза бутона, когда пестик закрыт околоцветником. В литературе нет сведений о фазах распускания женских цветков пекана. За фазу распускания такого цветка мы приняли отгибание зубчиков околоцветника. В этот момент экспонируется рыльце, которое еще представлено едва заметным темно-зеленым бугорком. Затем происходят рост и развитие завязи и лопастей рыльца и за 5—7 суток оно достигает полного развития; его сосочки разрастаются, увеличивая поверхность рыльца, они становятся светло-зелеными и липкими. Данную стадию развития мы назвали фазой полной зрелости цветка. В этот период высота двулопастного рыльца достигает высоты завязи. Со времени полного развития сосочков до выделения ими экскрета на рыльце происходит от 1.5 до 4 суток. Скорость созревания рылец зависит от погоды.

Для пестичного цветка нами выделены следующие фазы: 1) начало раскрывания — зубчики околоцветника отгибаются кнаружи и становится видным бугорок сидячего рыльца; 2) полное созревание цветка — рыльце увеличивается, становится двулопастным и по высоте достигает размера завязи; 3) цветение — рыльца цветков с хорошо развитыми влажными сосочками; 4) отцветание — рыльце темнеет и высыхает, затем темнеют и засыхают верхушки зубчиков околоцветника.

При проведении опытов с разными вариантами опыления мы заметили, что при избыточном опылении рылец, так же как и при их опылении малым количеством пыльцы, завязи опадали через 40 дней. Для более детального изучения этого явления в 1971 г. был поставлен специальный опыт по следующей схеме: 1) 200 изолированных (пергаментными мешочками) цветков было опылено разным количеством пыльцы; 2) 20 изолированных цветков не были опылены; 3) 50 цветков этикетировались и свободно опылялись. Результаты наблюдений сведены в табл. 4.

Оказалось, что при опылении как малым, так и избыточным количеством пыльцы рыльца через 2—3 дня темнеют и засыхают, а завязи отстают в росте и через 40 дней после опыления опадают. Лишь при среднем количестве пыльцы наблюдалась завязываемость плодов, которая достигала 43.7%. Самый высокий процент завязываемости плодов отме-

ТАБЛИЦА 4

Завязываемость плодов при искусственном и свободном опылении у *Carya illinoinensis* (сорт Варрик, 1971 г.)

Вариант	Количество пыльцы	Число опыленных цветков	Завязываемость плодов		Число зрелых плодов	
			штук	%	штук	%
Искусственное опыление	Малое	60	0	0	0	0
	Среднее	80	35	43.7	25	31.2
	Избыточное	60	0	0	0	0
Свободное опыление		50	40	80	35	70
Изоляция цветков (опыление отсутствует)		20	0	0	0	0

чен при свободном опылении (70%). У изолированных неопыленных цветков завязи разрастаются, увеличиваются сосочки рылец, они становятся мохнатыми, но через некоторое время (до 40 дней) опадают. Из этого следует, что жизнеспособность пестичного цветка сохраняется очень долго.

Пестичные цветки пекана (так же как и тычиночные) имеют ряд признаков, указывающих на специализацию их к условиям ветроопыления: расположение соцветий на верхушках побегов; слабое развитие околоцветника; мощные рыльца с большой поверхностью; хорошо развитые сосочки, выделяющие липкую жидкость; долговечность рылец; наличие лишь одной семяпочки в завязи.

Дихогамия и сезонная динамика цветения. Пестичные и тычиночные цветки пекана созревают неодновременно. Известно, что одни сорта пекана протерандричны, т. е. пыление тычиночных цветков начинается раньше, чем пестичные цветки достигают зрелости; другие сорта протогиничны, у них пестичные цветки созревают раньше, чем начинают пылить тычиночные.

Наблюдения за 11 сортами пекана в течение 6—9 лет показали, что всем им присуща дихогамия, однако не обнаружено и абсолютно протогиничных сортов. Если в одном году цветение пестичных цветков опережает цветение тычиночных, то в другом сроки цветения их совпадают. Это явление было названо А. И. Троянской (1964) неустойчивой дихогамией. Мы поддерживаем использование этого термина. По характеру дихогамии нами были выделены две группы сортов: протерандричные — Вестерн-Шлей, Майор, Томас, Шлей — и сорта с неустойчивой дихогамией — Буссерон, Буттерик, Варрик, Куртис, Поссей, Стюарт, Фротчер. Установлено, что цветение сортов с неустойчивой дихогамией сильнее подвержено влиянию погодных условий. Следует особо подчеркнуть, что сухая и теплая погода в течение четырех месяцев до и во время цветения этих сортов способствует протогинии, а дождливая и прохладная — совпадению сроков цветения тычиночных и пестичных цветков. Протерандричные сорта, отличаются бо́льшим постоянством динамики цветения, однако оно тоже зависит от внешних условий. У них также отмечается сближение сроков цветения тычиночных и пестичных цветков при холодной и дождливой погоде. Так, например, у сорта Томас в благоприятных условиях пыление начинается на 3—6 дней раньше, чем созревают пестичные цветки, а в годы с холодной и дождливой погодой — лишь за 1—2 дня до созревания пестичных цветков. У сорта Варрик с неустойчивой дихогамией в 1968 и 1972 гг. сроки цветения тычиночных и пестичных цветков совпадали, а в 1970, 1973, 1974 и 1975 гг. пестичные цветки цвели раньше тычиночных соответственно на 4, 13 и в последние два года на 7 дней.

Продолжительность цветения тычиночных цветков пекана (со времени распускания до опадения сережек) составляет 16—21 день, а пестичных — 18—22 дня. Но изолированные (не опыленные) пестичные цветки сохраняют жизнеспособность до 40 дней, после чего они опадают.

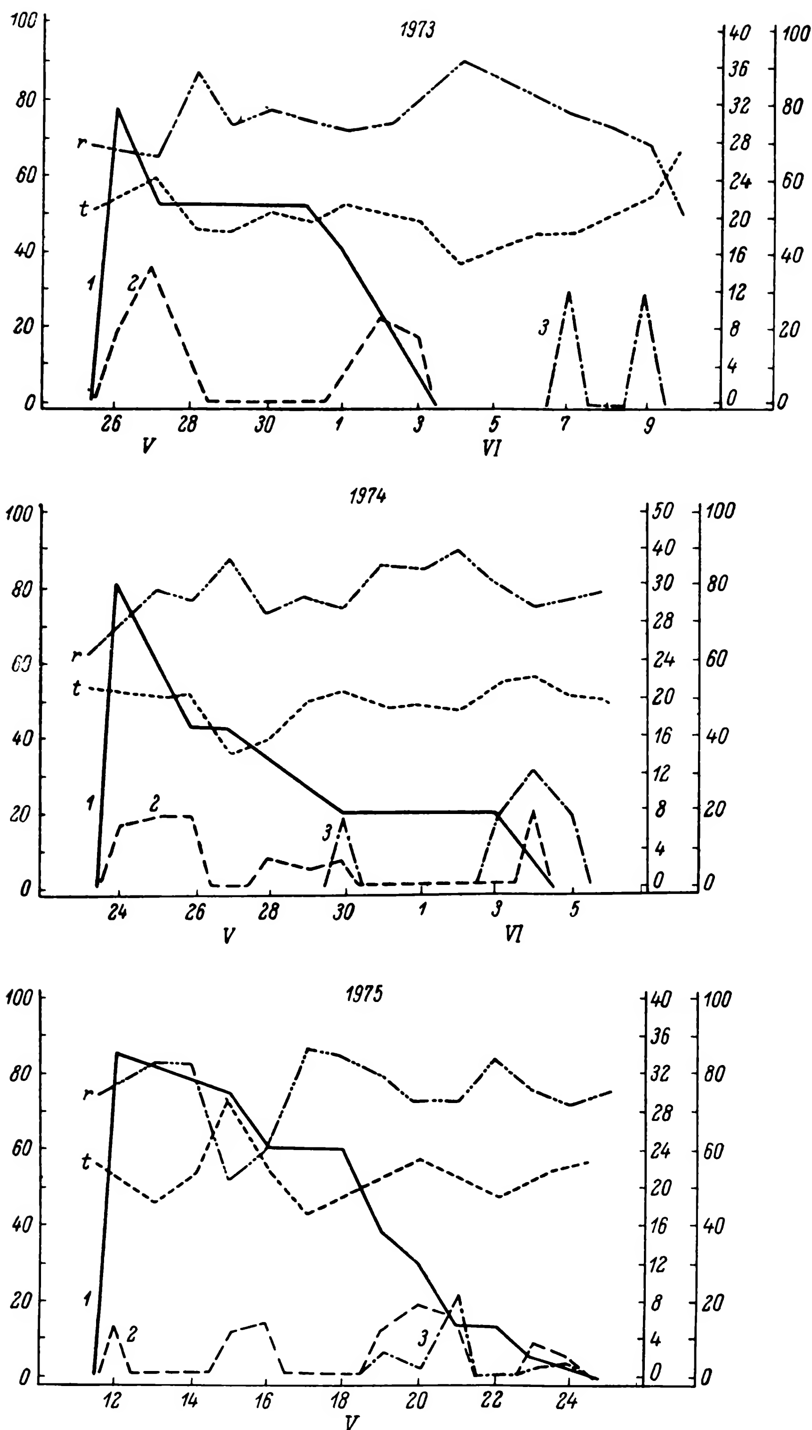


Рис. 4. Сезонная динамика цветения *Carya illinoinensis* (сорт Варрик).

На оси абсцисс — даты, *на оси ординат*: *слева* — число цветущих цветков (в % от общего числа), *справа* — среднесуточная температура и относительная влажность воздуха.
1 — неопыленные пестичные цветки с жизнеспособными рыльцами, *2* — опыленные пестичные цветки, *3* — пылящие тычиночные цветки, *t* — температура воздуха, *r* — относительная влажность воздуха.

Динамика сезонного цветения сортаВаррик в 1973—1975 гг. представлена на рис. 4.

В 1973 г. вследствие низкой температуры и повышенной влажности воздуха цветение сорта Варрик растянулось на 15 дней. Цветение пестичных цветков закончилось за 3 дня до цветения тычиночных цветков, вследствие этого пестичные цветки были опылены исключительно пыльцой другого сорта.

В 1974 г. цветение пестичных цветков также началось раньше (24 V), чем тычиночных (30 V); в это время большинство пестичных цветков уже было опылено пыльцой рядом растущего дерева другого сорта.

В 1975 г. цветение пестичных цветков началось очень рано (12 V) — за 7 дней до цветения тычиночных, но затем пыление было бурным и довольно значительная часть цветков опылилась пыльцой того же растения.

Если в насаждениях имеются протерандричные сорта, характеризующиеся ранним пылением сережек, то расхождение в сроках цветения пестичных и тычиночных цветков у сортов с неустойчивой дихогамией не отражается или почти не отражается на урожае плодов. Однако урожай может значительно снизиться, если в посадках имеются только сорта с неустойчивой дихогамией, особенно в годы с сухой и теплой весной, когда цветение пестичных цветков наступает значительно раньше, чем пыление сережек.

Состояние листьев в период цветения. В период цветения мы проводили наблюдения за состоянием листьев у сортов Варрик и Томас. Лист пекана непарноперистосложный. Он состоит из длинного черешка и листовой пластинки с 9—15 листочками. На одном цветоносном побеге образуется от 4 до 9 листьев.

Нами были проведены измерения длины и ширины 25 листьев у каждого сорта во время цветения и после окончания их роста (табл. 5). Листья во время цветения уже достаточно развиты, но еще не имеют максимальных размеров. Через неделю после окончания цветения листья достигают полной величины. Листья сорта Томас длиннее, чем у сорта Варрик.

ТАБЛИЦА 5

Размеры листьев (в см) *Carya illinoinensis* во время цветения и после окончания их роста

Сорт	n	Длина листовой пластинки	t	Ширина листовой пластинки	t	Длина черешка	t	Ширина черешка	t
				Во время цветения					
Варрик	25	33.5±2.2	1.7	27.7±1.1	2.1	6.48±0.23	2.6	0.40±0.01	0.0
Томас	25	37.7±1.1		31.1±1.2		5.80±0.08		0.40±0.16	
				После окончания роста					
Варрик	25	38.2±1.2	4.1	27.8±0.9	0.08	6.7±0.1	2.6	0.35±0.01	3.5
Томас	25	44.9±1.1		27.7±0.7		6.1±0.2		0.40±0.01	

Следовательно, хотя во время цветения листья уже хорошо развиты, но они так расположены на побеге, что не препятствуют опылению: их черешки довольно длинные (около 6 см), а сами листья перистые и к тому же и они отгибаются вниз от соцветия. Кроме того, 2—3 листа, находящиеся около пестичного соцветия, не развертываются, остаются маленькими и тоже отгибаются от соцветия (рис. 3, *1*, указано стрелкой). Таким образом, пестичные соцветия экспонируются свободно и листья не мешают пролету пыльцы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Цветение *Carya illinoinensis*, интродуцированного в Абхазии, происходит при температуре, которая лишь немного ниже температуры в пределах его естественного ареала, но при более высокой (на 20%) относительной влажности воздуха. Цветки пекана раздельнополые. Цветение тычиночных цветков приурочено к послеполуденному времени (с 15 до 18 час.), когда температура воздуха довольно высокая (но не выше 28°), а относительная влажность воздуха самая низкая в течение суток (но не ниже 35%).

У пекана рассеивание пыльцы в послеполуденное время осуществляется отдельными порциями и как бы взрывами, 3—4 раза в день, что обеспечивает большое содержание пыльцы в воздухе в определенные часы. В момент взрыва образуется целое облако пыльцы, несущееся от деревьев, а приуроченность цветения к послеполуденному времени, когда спадает жара и влажность воздуха снижается до минимума, обеспечивает сохранение жизнеспособности у пыльцы.

Такие признаки, как суточная периодичность цветения и опыления растений, одновременность и краткость периода цветения (взрывчатость и порционность), создающие большую насыщенность воздуха пыльцой, являются показателями динамической анемофилии (Пономарев, Прокудин, 1975). Все эти признаки были вначале установлены А. Н. Пономаревым и его сотрудниками (Пономарев, 1960, 1962, 1966, 1968, 1970; Банникова 1964а, б; Белковская, 1968, 1970, и др.) для злаков, а позднее обнаружены у осоковых, ситниковых и подорожников (Пономарев, Подосенова, 1974; Пономарев, Колесник, 1974).

Именно такие признаки мы наблюдали и у пекана — приуроченность цветения к определенному времени суток (послеполуденный тип цветения), взрывчатый характер пыления и пыление 3—4 порциями в течение суток. Очевидно, эти признаки динамической анемофилии характерны для всех ветроопыляемых растений.

Кроме того, адаптацией к анемофилии, как считает А. Н. Пономарев (1966), являются такие особенности морфологии цветка, например у злаков, как их невзрачность, собранность их в соцветия, наличие раскачивающихся пыльников, обилие, сыпучесть и летучесть пыльцы, большая поверхность и долговечность рылец, уменьшение числа семяпочек в завязи до одного и т. д. Все эти признаки объединены под названием «структурная анемофилия» (Пономарев, Прокудин, 1975). У пекана эти признаки также имеются, а некоторые из них даже особенно сильно выражены, например у него невзрачные цветки раздельнополые, имеют очень слабо выраженный околоцветник (нектарники отсутствуют), цветки собраны в соцветия, причем женские соцветия не очень большие, а тычиночные — довольно крупные.

Тычиночные цветки собраны в поникающие сережки, которые имеют очень гибкую ось. На одном цветоносном побеге развивается очень много сережек — до 15 штук. В каждой сережке образуется от 90 до 160 цветков и в каждом цветке по 4—5, а иногда по 6—7 тычинок, так что на одном дереве образуется масса пыльцы.

У пекана, правда, нет такого характерного признака, свойственного другим анемофилам, как подвижные, раскачивающиеся пыльники. Его тычинки имеют очень короткую нить и пыльники неподвижные, но это компенсируется гибкостью и подвижностью длинных сережек, которые раскачиваются даже при легком дуновении ветра, что способствует высыпанию пыльцы. Пыльцевые зерна гладкие, мелкие, легкие и разносятся ветром на большие расстояния.

Пестичные цветки и соцветия также несут признаки высокой специализации к ветроопылению. Невзрачные пестичные соцветия, расположенные на верхушках побегов, выносятся над листьями и оказываются в наружных частях кроны дерева. Отгибающиеся книзу, разделенные

на доли сложные с длинными черешками листья, так же как и наличие недоразвитых, расположенных вблизи соцветия листьев, не препятствуют свободному пролету пыльцы и попаданию ее на рыльце пестика.

Пестичные цветки, выдвигающиеся вверх во время цветения, имеют мощно развитые рыльца с большой поверхностью благодаря наличию множества сосочков. Выделение сосочками липкого экскрета обеспечивает прилипание довольно гладких, пыльцевых зерен. А длительная жизнеспособность рылец (до 40 дней) создает возможность дополнительного опыления. Иногда на деревьях пекана во время цветения наблюдались пчелы, но они не посещали пестичные цветки, а только поедали пыльцу на сережках.

Естественно, что при такой приспособленности пекана к ветроопылению вполне было бы возможно постоянное самоопыление пыльцой своего дерева. Но у растений выработалась своеобразная защита от регулярного самоопыления — дихогамия. Однако дихогамию, в частности протогинию, не всегда следует рассматривать в таком традиционном аспекте, что справедливо отметила Е. И. Демьянова (1974), изучая протогинию маревых. Эту точку зрения мы подтверждаем на основании изучения антэкологии пекана.

У одних сортов пекана тычиночные цветки развиваются и пылят раньше пестичных (протерандрия), у других тип дихогамии варьирует, т. е. неустойчивый. В одни годы, наиболее благоприятные по погодным условиям, у этих сортов пестичные цветки созревали раньше, чем начинали пылить сережки (протогиния), и они успевали опылиться пыльцой других, рано пылящих сортов. В неблагоприятные годы время зрелости пестичных цветков и пыления совпадало и тогда происходило преимущественное самоопыление.

На примере пекана можно прекрасно проиллюстрировать положение, что покрытосеменные обладают высокой подвижностью способов опыления (Солнцева, 1965; Первухина, 1967, 1970). У пекана неустойчивость дихогамии определяется погодными условиями. В годы, благоприятные для развития генеративных органов и цветения, происходит перекрестное опыление, в неблагоприятные годы — самоопыление, т. е. осуществляется принцип: лучше оставить какое-то потомство, чем никакого. Именно такое чередование самоопыления и перекрестного опыления обеспечивает наибольшую возможность процветания естественных популяций (Солнцева, 1965). Этот принцип до некоторой степени может быть перенесен и на культивируемые растения. Так, у пекана, несмотря на все старания селекционеров, сохраняется вариабельность, подвижность способов опыления; она обусловливает неизбежное повторение самоопыления даже у таких анемофильных растений, которые, казалось бы, должны быть приспособлены исключительно к ксеногамии.

В заключение отметим, что для успешного опыления и развития плодов пекана необходимо оптимальное количество пыльцы на рыльце. При избытке пыльцы не происходит нормального оплодотворения и завязи опадают, так же как и при слишком малом ее количестве (Солнцева, Дгебуадзе, 1974). Эти данные согласуются с материалами А. А. Кавецкой и Л. О. Токарь (1963), которые также отметили неблагоприятное влияние избытка пыльцы на завязываемость плодов у грецкого ореха.

На основании изучения антэкологии пекана можно дать определенные рекомендации практикам. Так, следует рекомендовать закладку смешанных насаждений пекана, причем производить такой подбор сортов, у которых совпадает время цветения тычиночных и пестичных цветков. Кроме того, насаждения не должны быть очень густыми, так как это может приводить к избыточному опылению рылец, что вызывает опадение завязей.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический атлас мира. (1972). М.—Л. — Банникова В. А. (1964а). О цветении луговых злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 114. — Банникова В. А. (1964б). Порционное цветение ржи. Науч. докл. высш. школы,

Биол. науки, 2. — Белковская Т. П. (1968). Цветение и опыление разных видов пшеницы. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульяновск. désinst., 23, 3. — Белковская Т. П. (1970). Характер цветения разных видов пшеницы. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 206. — Буш Н. А. (1940, 1944). Курс систематики высших растений, изд. 1-е и 2-е. — Бушина А. И. (1958). Биология цветения и плодоношения пекана. Сб. работ аспирантов АН УзбССР, Отд. биол. наук, 2. — Витвицкий Г. Н. (1953). Климаты Северной Америки. — Власова Т. В. (1961). Физическая география частей света. — Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, III. — Демьянова Е. И. (1974). О протогинии у маревых. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 9. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. — Ильинская И. А. (1953). Монография рода *Pterocarya* Kunth. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 10. Флора и систематика высших растений. — Кавецкая А. А., Л. О. Токарь. (1963). Отрицательное действие большого количества пыльцы при опылении грецкого ореха. Бот. ж., 48, 4. — Калмыков С. С. (1954). Гибридизация грецкого ореха с пеканом. Бюлл. Всес. н.-и. инст. чая и субтроп. культур, 2. — Кварацхелия М. С. (1962). Биология оплодотворения пекана в условиях влажных субтропиков. Агробиология, 1. — Кварацхелия М. С. (1967). Подбор опылителей для сортов пекана. Тр. Сухумск. опыт. станции субтроп. культур, 1. — Кроткович П. Г. (1952). Культура пекана. — Куфтырева Н. С., Ш. В. Лашхия, К. Г. Мгеладзе. (1961). Природа Абхазии. — Лебединец Л. Н. (1969). К биологии цветения пекана. В кн.: Вопросы антэкологии. Л. — Озол А. М., Е. И. Хорьков. (1958). Грецкий орех, интродукция и акклиматизация. — Орлова Н. А. (1970). Особенности цветения и плодоношения орехов из рода *Juglans* L. в северной Киргизии. В кн.: Плодоношение грецкого ореха, ели тяньшанской и можжевельников в Тянь-Шане. Фрунзе, — Первухина Н. В. (1967). Опыление первичных покрытосеменных и эволюция способов опыления. Бот. ж., 52, 2. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — Пономарев А. Н. (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. ДАН СССР, 146, 6. — Пономарев А. Н. (1966). Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. Бот. ж., 51, 1. — Пономарев А. Н. (1968). Некоторые аспекты антэкологических исследований. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульяновск, пед. инст., 23, 3. — Пономарев А. Н. (1970). О постановке и направлениях антэкологических исследований. Биология. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 206. — Пономарев А. Н., Л. Я. Колесник. (1974). К антэкологии некоторых степных подорожников. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Пономарев А. Н., Т. И. Подосенова. (1974). Суточная ритмика цветения и опыления осоковых и ситниковых. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 8. — Пономарев А. Н., Ю. Н Прокудин. (1975). Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80. — Ровский В. М. (1954). Грецкий орех и пекан. — Ровский В. М. (1956). Внедрить пекан в лесные культуры Средней Азии. Лесн. хоз., 3. — Соколов С. Я. (1951). Род *Carya* Nutt. Кария. В кн.: Деревья и кустарники СССР. II. — Солнцева М. П. (1965). К биологии цветения и эмбриологии ковылей, сер. III. Геоботаника, 17. — Солнцева М. П., Н. В. Дгебуадзе. (1974). К эмбриологии пекана *Carya illinoinensis* (Wangenheim) K. Koch (*Juglandaceae*). Бот. ж., 59, 12. — Справочник по климату СССР. (1967, 1970). Л. — Стребкова А. И. (1958а). Культура пекана в СССР. Сборник работ аспирантов и молодых научных сотрудников ВИРа, 2. — Стребкова А. И. (1958б). Биология цветения пекана в условиях Черноморского побережья Краснодарского края. Бюлл. науч.-техн. информ. Сочинский опытной станции субтроп. и южн. плодовых культур, 2. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Троянская А. И. (1964). Культура пекана в СССР. Канд. дисс. Сухуми. — Хашба Л. Х. (1969). Перспективы культуры пекана в СССР. Лесн. хоз., 2. — Щепотьев Ф. Л. (1956). Грецкий орех на европейской территории СССР (биология, акклиматизация и культура). Докт. дисс. БИН. Л. — Щепотьев Ф. Л., А. А. Рихтер, И. Г. Команич и др. (1969). Орехоплодные древесные породы. — Manning W. E. (1938). The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. I. The inflorescence. Amer. J. Bot., 25, 6. — Manning W. E. (1940). The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. II. The pistillate flowers and fruit. Amer. J. Bot., 27, 10. — Manning W. E. (1948). The morphology of the flowers of the *Juglandaceae*. III. The staminate flowers. Amer. J. Bot., 35, 9. — Manning W. E. (1962). Branched pistillate inflorescences in *Juglans* and *Carya*. Amer. J. Bot., 49, 9. — McKay S. W. (1947). Embryology of pecan. J. Agric. Research, 74, 9—10. — Woodroof J. G., N. C. Woodroof. (1926). Fruit-bud differentiation and subsequent development of the flowers in the Hicoria pecan. J. Agric. Research, 33, 7. — Woodroof J. G., N. C. Woodroof. (1927). The development of the pecan nut (*Hicoria pecan*) from flower to maturity. J. Agric. Research, 34, 11.

Сухумский ботанический сад
АН Грузинской ССР
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 II 1976.

SUMMARY

The flower morphology and ecology of flowering in *Carya illinoinensis* have been studied. The presence of signs of structural and dynamic anemophily have been found. Flowers assembled in inflorescences are diclinous, plain, the perianth is not pronounced, the catkins are easily swung and the abundant pollen is easily carried with the wind. Stigmata possess large surfaces and preserve their vitality for a long time. The flowering of the staminate flowers is bound to the afternoon period (from 15 to 18hours) and the portion type of pollen dispersal is characteristic of them. The female flowers have a freely exposed stigma what provides the possibility for multiple pollination. Different types of dichogamy — proterandry and unstable dichogamy were observed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 579 : 58+658 : 56

А. А. Лякавичюс, А.-И. И. Красаускас

ПРИМЕНЕНИЕ ЭЛЕКТРОННО-ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ ТЕХНИКИ В ГЕРБАРИИ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ АН ЛИТОВСКОЙ ССР

A. A. LEKAVICHIUS, A.-I. I. KRASAUSKAS. THE USE OF COMPUTERS IN THE HERBARIUM OF THE INSTITUTE OF BOTANY OF THE LITHUANIAN S. S. R. ACADEMY OF SCIENCES

В настоящее время нет сомнений в полезности электронно-вычислительных машин (ЭВМ) в деле хранения, обработки и получения информации, накопленной в биологических коллекциях. Особенно они пригодны для создания автоматизированного банка данных гербарных этикеток с последующим его использованием для флористических и фитогеографических исследований. Даже в сравнительно небольших гербариях, каким является гербарий нашего института, уже очень трудно найти данные о хранящихся в нем видах растений из определенной местности или о сборах отдельных ботаников, и т. п. Ведь здесь уже накоплено около четверти миллиона различных данных (не считая признаков самих образцов). Преимущества применения ЭВМ в гербарном деле хорошо изложены Кровелло (Crovello, 1967) и Бренаном (Brenan et al., 1974, 1975). Имеется и ряд опубликованных систем их применения, из которых более простыми являются системы Аргуса и Шерда (Argus, Sheard, 1972). Но гербарные этикетки пока не стандартизованы, поэтому перенимать готовые системы и программы ЭВМ, разработанные для других Гербариев, нецелесообразно. Обычно в Гербариях разрабатываются собственные системы, хотя это требует немало времени и труда. Особенно трудоемким является процесс кодирования и ввода данных гербарных этикеток в память ЭВМ. Этим объясняется очень ограниченное пока применение ЭВМ в Гербариях мира, хотя начало было сделано уже в прошлом десятилетии.

Первым делом в создании системы применения ЭВМ для хранения и обработки гербарных данных является установление очередности разработки отдельных ее ступеней и подготовка необходимой документации. По нашему убеждению, началом применения ЭВМ в гербарном деле должно быть создание автоматизированных каталогов основных данных гербарных этикеток, которые обычно фиксируются при сборах растений.

Так как гербарии служат в первую очередь для флористических и фитогеографических исследований, такие автоматизированные каталоги могут значительно повысить ценность гербариев как источников данных о флористическом составе конкретных территорий или о распространении отдельных таксонов на данной территории и некоторое время применение ЭВМ может ограничиваться рамками этих каталогов. Но ввиду того, что почти вся вводимая в ЭВМ информация кодируется, отдельные ее каталоги, особенно цифровой код названий таксонов, служат базой создания последующих программ для таксономических и других целей с применением ЭВМ. Поэтому отдельные ступени и этапы разработки системы неразрывно связаны между собой, на что указывается и в литературе (Larry, 1974). Но началом является составление автоматизированных каталогов,

хотя бы потому, что для этого не требуется дополнительной обработки гербарных образцов.

Нами с 1974 г. начата разработка системы автоматизированного фонда гербарных данных, которую мы назвали «HERLIT» (Herbearium Lithuanicum) и которая включает три основных типовых процедуры: а) накопление входной информации, б) преобразование формы представления и в) выдача результатов. Эти процедуры проводятся с помощью ЭВМ Минск-32.

Как известно, входную информацию составляют числовые и текстовые данные. К числовым данным относятся даты сбора и порядковый номер гербарного образца, а также расстояние (в км) от места сбора до определенного населенного пункта. Остальные данные являются текстовыми, и для их ввода в ЭВМ применяется кодирование, т. е. превращение их в числовые. Довольно просто кодируются такие текстовые данные, как фамилия собирателя или определителя образцов. Здесь кодом является порядковый номер в алфавитном списке фамилий, встречающихся на гербарных этикетках (предусматриваются и дополнения). Более сложная схема кодирования применена нами для местообитаний и фитоценозов. Она состоит из четырех чисел и предназначена для системы местообитаний и фитоценозов, подготовленной для «Конспекта флоры Прибалтики». Самой сложной системой кодирования является указание местонахождений. Здесь, кроме почтового индекса наиболее близкого к месту сбора населенного пункта (имеющего отделение связи), указываются расстояние в километрах и направление по азимуту от этого населенного пункта к местонахождению.

Все числовые данные представляются в виде документов унифицированной формы (Ф=99991), состоящей из заголовка и ряда строк. В заголовке формы, кроме ее кода (99991), записываются наименование растения, номер листа и дата заполнения. Наименования таксонов кодируются таким образом, что для родового названия кодом является его порядковый номер по системе Далла—Торре, а видовые эпитеты добавляются к нему в виде двух последних чисел (от 01 до 99). Как известно, во флоре Литвы нет родов, имеющих более 90 видов. Для такой системы кодирования приходится очень тщательно составлять предварительные списки таксонов во избежание путаницы вследствие дробления родов и наличия синонимных названий видов (для синонимов дается тот же самый кодовый номер).

Каждая строка документа (фо́рмы), состоящая из 13 разделов, — это набор числовых значений признаков, представленных на этикетках гербарных образцов вида, указанного в заголовке; она также содержит инвентарный номер образца и индекс Гербария. Количество образцов данного вида равняется числу заполненных строк документа. Накопление числовых данных (ввод, корректировка) ведется по системе «документ» (Исаева и др., 1973).

Значение некоторых признаков при формировании строк выходных табуляграмм необходимо заменить их текстовыми выражениями. Такими признаками являются в нашей системе название вида растений, местонахождение образца, географическое местоположение. Информация такого типа подготавливается и накапливается согласно принципу ведения словарного фонда (Исаева и др., 1974).

В зависимости от потребности получать на выходе данные о различных признаках (о местах сборов, о месте произрастания, о коллекторах и т. д.) алгоритм решения того или иного запроса сводится к преобразованию форм представления данных, охватывающему операции их выборки, перестановок и упорядочения. Реализация указанных преобразований осуществляется методом трансформирования (Буйткус, Красаускас, 1973).

Процесс формирования массива сообщений на базе исходного массива информации можно представить следующей символической формулой

$$M_{F_i} = T\ (M_{\Phi}), \quad (1)$$

где $M_Ф$ — исходный массив данных, M — формируемый массив сообщений, T — функция (схема) трансформирования, Ф — код формы исходного массива данных, F_i — код формы формируемого массива, i — количества форм.

Сам процесс трансформирования делится на два этапа: 1) формирование коммутационных микрооператоров и построение схемы трансформирования и 2) реализация схемы трансформирования согласно формуле (1).

На первом этапе описания алгоритма формирования массива M_{F_i} на базе массива $M_Ф$ осуществляется построение схемы трансформирования методом сопоставления структур F_i и Ф (Красаускас, 1974). Согласно определенным функциям, описанным Красаускасом (1974), коммутационные микрооператоры позволяют представить алгоритм сборки сообщений в форме различных признаков гербарных образцов.

На втором этапе осуществляется формирование массива M_{F_i} (на базе $M_Ф$) по схеме трансформирования T. Сформированный массив M_{F_i} может быть использован на следующем сеансе как исходный для формирования массивов по другим признакам.

Заключительным этапом решения задачи автоматизации гербарных данных является выдача из ЭВМ результатов в виде табуляграмм. Здесь каждая табуляграмма F_i-й формы, подлежащая выдаче, делится на несколько составных частей и формируется по методам, описанным А. А. Катилюсом (1974).

Каждая строка табуляграмм содержит один или несколько текстовых, кодовые и числовые графы (табл. 1 и 2). При описании алгоритма (схемы трансформирования) преобразования массива $M_Ф$ в массив M_{F_i} соответствующими микрооператорами отображается формирование перечисленных элементов табуляграмм.

ТАБЛИЦА 1

Ф=99991

Гербарий Института ботаники Академии наук Литовской ССР
1975 г.

Carex capillaris (наименование вида) 52513 (шифр вида)

Название местности	Почтовый индекс местности	№ гербария	Направление	км	Заказник	Экотоп	Фитоценоз	Обилие	Автохтоность	Дата	Коллектор	Определитель
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Смалвос	234781	001	ЮЗ	7	—	3110	—	2	1	620628	5	5
Купишкис	234880	001	СЗ	6	—	2112	—	—	1	590711	53	53
Паровея	235231	001	СВ	10	—	1210	—	—	1	590721	53	53
Шакина	235435	001	СЗ	5	—	3140	—	1	1	580723	53	53
Вайгува	235481	001	СЗ	3	—	1102	—	—	1	590812	18	53
Мейлюнай	235325	001	—	—	—	2112	—	—	1	590723	53	53

Так, для анализа флористического состава отдельных регионов Литовской ССР необходимо сформировать на базе массива документов формы Ф=99991 ($M_Ф$) массив формы Ф=99992, где ведущим признаком является местонахождение, и выдать результаты в форме табуляграмм (табл. 2). Допустим, что признак наименования таксона расположен во второй позиции заголовка документа (Ф=99991), признак местонахождения любого гербарного образца задан в третьей графе каждой строки документа, а в остальных графах — значения других признаков. В формируемой табуляграмме в заголовке должен быть признак местонахождения растений. Первая графа табуляграммы является текстовой и указывает наименования растений. Во второй графе дается кодовое значение этих наименований, а в остальных графах строк табуляграммы — значения всех признаков приводимых гербарных образцов.

ТАБЛИЦА 2

Ф=99992

Гербарий Института ботаники Академии наук Литовской ССР
1975 г.

Алитус	235400
(Название местности)	(Почтовый индекс местности)

Название вида	Шифр вида	Направление	км или кв	Экотоп	Фитоценоз	Заказник	Обилие	Автохтоность	Дата	Коллектор	Определитель	Гербарий
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Briza media	36701	—	048	2110	2060	63	2	1	700712	52	52	001
Carex acutiformis	52502	ЮЗ	3	1220	—	—	3	1	700603	6	6	001
Carex acutiformis	52502	—	020	3130	3220	63	—	—	700712	52	53	001
Carex caespitosa	52512	—	042	3110	—	63	2	1	700522	53	53	001
Carex digitata	52520	—	036	1102	1702	63	—	1	660623	53	53	001

Описание алгоритма формирования массива данной формы F_i=99992 на базе массива формы Ф=99991 задается схемой трансформирования следующей структуры:

1. ТРАНС ДОКУМ, 203, 99991
2. ФОРМА 99992, 17, 24
3. КОНСТ 9999, 1, 5; 5, 2; 750, 3, 8, 11; 0, 7, 10, 13
4. ПРИЗН 2, 9; 2, 14
5. ЗАСЛ 1
6. ВОСТО
7. ПРИЗН 1, 18; 2, 19; 3, 4, 3, 6; 4, 12; 5, 17; 6, 15; 7, 20; 8, 21; 9, 22; 12, 16
8. ЧИСЛО 10, 23, 1; 11, 24, 1
9. ЗАСЛ 2.

Микрооператором № 3 (КОНСТ) задаются параметры основных элементов табуляграммы. Если необходима выборка каких-либо отдельных видов растений, например с кодами 52012 и от 60101 до 99101, то за микрооператором № 2 нужно сформировать логический микрооператор следующего вида

СРАВН 2, 52012, 52012; 2, 60101, 99101

Когда нужно сформировать массив конкретных местностей, допустим, с числами почтовых индексов в интервалах 232031 до 232534 и от 234101 до 235800, то за микрооператором № 6 должен быть включен логический микрооператор следующей структуры

СРАВН 1, 232031, 232534; 3, 234101, 235800

Аналогично задаются схемы трансформирования массивов других форм. Как исходные для их формирования могут быть использованы массив документов $М_Ф$ или сформированные ранее массивы.

Правила представления фактических параметров микрооператоров и их компоновка в схему трансформирования более подробно изложены у Красаускаса (1974).

Таким образом, нами выполнен первый этап применения ЭВМ в гербарном деле нашего института. Мы считаем, что изложенные общие положения системы и некоторые детали ее логико-математического обеспечения могут быть применены для создания подобных систем в других Гербариях страны, в первую очередь охватывающих сравнительно небольшие территории.

ЛИТЕРАТУРА

Буйткус А. А., А.-И. И. Красаускас. (1973). Вопросы преобразования экономической информации. В кн.: Вопросы МОЭВМ и системы расчетов, 9. — Исаева Н. С., А. Д. Летенко, О. Ф. Павлик, С. Б. Черепанова, Ф. Ф. Шиллер. (1973). Система накопления числовой информации на магнитных

лентах. ГФАП-П000629, 1. — Исаева Н. С., А. Д. Летенко, С. Б. Черепанова, Ф. Ф. Шиллер. (1974). Система ведения словарного фонда на магнитных лентах. ГФАП-П000630, 1. — Катилюс А. А. (1974). Метод генерации выходных документов. В кн.: Вопросы создания АСПР, 4. — Красаускас А.-И. И. (1974). Об одном алгоритме трансформирования экономических сообщений. В кн.: Вопросы создания АСПР, 2. — Argus G. W., J. W. Sheard. (1972). Two simple labeling and data retrieval systems for herbaria. Canad. J. Bot., 50. — Brenan J. P. M. (1974). International conference on the use of electronic data processing in major European plant taxonomic collections. Taxon, 23, 1. — Brenan J. P. M., J. W. Franks, J. Raynal, J. Cullen. (1975). Report of working party on electronic data processing in major European plant taxonomic collections. Adansonia, ser. 2, 15 (1). — Crovello T. (1967). Problems in the use of electronic data processing in biological collections. Taxon, 16, 6. — Larry E. (1974). Computer-assisted storage and retrieval of the data of taxonomy and systematics. Taxon, 23, 1.

Институт ботаники АН Лит. ССР,
г. Вильнюс.

Получено 4 V 1976.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.717 (5) 581.9

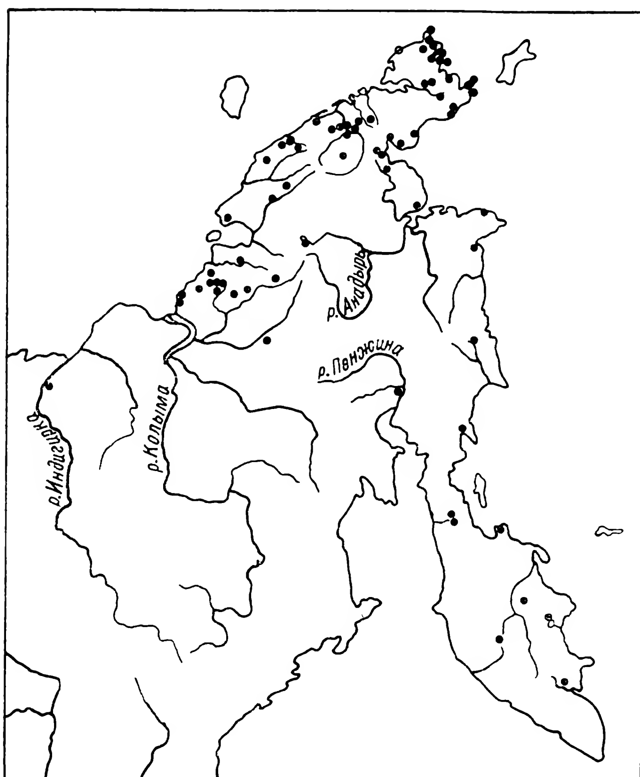
В. В. Петровский, Т. М. Королева

SAXIFRAGA PORSILDIANA (CALDER ET SAVILE) JURTZ. ET PETROVSKY В АЗИИ

V. V. PETROVSKY, T. M. KOROLYOVA. *SAXIFRAGA PORSILDIANA* (CALDER ET SAVILE) JURTZ. ET PETROVSKY IN ASIA.

Рассматриваются география, экология и морфологические особенности нового для флоры СССР таксона *Saxifraga porsildiana*. Обсуждаются вопросы истории и систематическое положение этого вида, приводится карта азиатской части ареала *S. porsildiana*.

В 1960 г., проводя ревизию североамериканских камнеломок, относящихся к комплексу *Saxifraga punctata* s. l., Колдер и Севайл (Calder, Savile, 1960) описали в ранге подвида новый таксон *S. punctata* ssp. *porsildiana*. Авторам цитированной работы представлялось в то время, что описанный ими таксон распространен исключительно в северной и северо-западной частях континента Северной Америки. Между тем давно имеются сборы этого подвида с территории крайнего Северо-Востока Азии. Из хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) образцов *S. punctata* ssp. *porsildiana* к числу наиболее ранних относятся растения, собранные в 1817 г. А. Шамиссо в заливе Св. Лаврентия. Среди более поздних сборов мы находим идентичные растения в коллекции братьев Краузе с азиатского побережья Берингова пролива (Lütke-Hafen, 8 VIII 1881, n° 169), в коллекциях Б. Н. Городкова из окрестностей мыса Шмидта (1934 г.), В. Н. Васильева из бассейна р. Анадырь (1933 г.) и К. Ф. Яковлева из района г. Певека (1938 г.). Особенно большая серия растений, относящихся к обсуждаемому таксону, была собрана В. А. Гаврилюком и Б. А. Тихомировым в 1956—1957 гг. на востоке Чукотского полуострова. Бóльшая часть из упоминаемых образцов определена в разное время и разными исследователями как *Saxifraga punctata* L. s. l. Цитированный выше образец, собранный братьями Краузе, определен как *S. punctata* var. *krauseana* Engl. (автор определения неизвестен). Довольно значительное число образцов идентифицировано с *S. nelsoniana* D. Don. В частности, так определены монографом рода *Saxifraga* во «Флоре СССР», (т. IX, 1939 г.) А. Лозина-Лозинской упомянутые выше растения из бассейна р. Анадырь. Образцы, собранные Б. Н. Городковым на мысе Шмидта, сам коллектор также отождествил с *S. nelsoniana*. В. Л. Комаров (1929) рассматривал чукотские растения, определяемые ныне как *S. punctata* ssp. *porsildiana*, как разновидность *S. nelsoniana* (var. *krauseana* Engl.) и указывал на большое сходство с этой разновидностью растений, собранных на высокогорных лугах Камчатки, которые сам он предварительно определял как *S. punctata* L. var. *alpina* Kom. (in schedulae). Действительно, эти камчатские образцы вполне идентичны чукотским образцам *S. punctata* ssp. *porsildiana*. Основной причиной отнесения многих растений к *S. nelsoniana* послужила, вероятно, компактная, головчатая форма соцветия, весьма характерная для *S. nelsoniana* и довольно обычная у *S. punctata* ssp. *porsildiana*, особенно в начале цветения.



Местонахождения *Saxifraga porsildiana* в Азии.

Начавшиеся в 1964 г. широкие флористические исследования на Чукотке и в других районах северо-востока СССР позволили установить, что ареал этого таксона охватывает значительные территории на евразиатском континенте. *S. punctata* ssp. *porsildiana* оказалась довольно обычным растением во многих горных районах Чукотки — от устья р. Колымы до Берингова пролива. В последнее время этот таксон был обнаружен в нескольких пунктах Корякского нагорья, и, как нами установлено, уже давно имеются сборы из горно-тундровых районов Камчатки. Наконец, в 1974 г. *S. punctata* ssp. *porsildiana* была собрана А. А. Коробковым в низовьях р. Индигирки в северо-западной части Кондаковских гор. Это последнее местонахождение является крайней западной точкой ареала данного таксона (см. рисунок). Изучение *S. punctata* ssp. *porsildiana* в природе и сравнение ее с другими расами комплекса *S. punctata* s. l., в частности с *S. nelsoniana* D. Don, показали, что обсуждаемая нами раса *S. punctata* представляет собой таксон, достаточно четко отграниченный от близкородственных форм и морфологически, и экологически. Расчлененный и в то же время достаточно обширный ареал этой расы свидетельствует о ее значительном возрасте. Вполне константные морфологические признаки, специфическая экология и достаточно резко очерченный ареал дали основание рассматривать ее в ранге вида — одного из нескольких в серии, образующей крупный сибирско-американский агрегатный таксон *Saxifraga punctata* s. l.[1] Новый статус таксона — *Saxifraga porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — был предложен Б. А. Юрцевым и В. В. Петровским в 1973 г. (Жукова и др., 1973).

В северо-восточном секторе советской Арктики в настоящее время известны только два таксона, ранее включавшиеся в состав широко

[1] Так как установлено, что употребление названия *S. punctata* неправомерно для этого таксона, Хультен (Hultén, 1973) предложил, согласно приоритету, именовать данный агрегатный вид *Saxifraga nelsoniana* D. Don s. l.

трактуемой *S. punctata*. Это *S. porsildiana* и *S. nelsoniana* s. str. И в Северной Америке (Calder, Savile, 1960), и на северо-востоке СССР эти виды сохраняют один и тот же комплекс отличительных признаков. Растения *S. nelsoniana*, как правило, значительно крупнее. Если средняя высота растений *S. porsildiana* составляет 10 см (от 2 до 20 см), то средняя высота образцов *S. nelsoniana*, собранных в тех же пунктах, равна 18 см (от 6 до 40 см). Аналогичные соотношения отмечаются и в размере листьев. У *S. porsildiana* листья обычно голые, тогда как у *S. nelsoniana* листовые пластинки часто имеют негустое опушение. У растений первого вида верхняя часть цветоносного стебля и веточки соцветия покрыты довольно

Число хромосом у *Saxifraga porsildiana* и *S. nelsoniana* *

Вид, число хромосом и № образца	Район	Пункт	Авторы
S. porsildiana			
2n=30, 67-87 K	Анюйское нагорье	Р. Ергувеем	Жукова, неопубликованные данные
72-42 V	» »	Пос. Билибино	Жукова, Петровский, 1975
74-25 V	» »	Гора Дуга	Жукова, Петровский, 1976
74-06 V	» »	Р. Алярмагтын	Жукова, неопубликованные данные
76-55	» »	Р. Лельвергыргын	
69-61 K	Восточная Чукотка	Мыс Чаплин	То же
70-12 PL	» »	Пос. Нунлигран	Жукова, Тихонова, 1973
70-106 Y	» »	Оз. Коолень	
71-39 PL	» »	Хр. Искатень	Жукова и др., 1973
71-43 PL	» »	» »	» » » 1973
71-56 PL	» »	» »	» » » 1973
71-58 PL	» »	» »	» » » 1973
71-20 C	» »	» »	» » » 1973
74-34 C	Анадырский залив	Пос. Беринговский	Жукова, неопубликованные данные
2n=30+1—3B			
65-393	Восточная Чукотка	Мыс Шмидта	То же
67-50	» »	Пос. Геологический	» »
S. nelsoniana			
2n=60, 72-15 V	Анадырское нагорье	Р. Мечкерева	Жукова, Петровский, 1975
2n=64, 66-142	Чукотское нагорье	Р. Куэквунь	Жукова, Петровский, 1971
2n=70, 69-56	О. Врангеля	Р. Гусиная	То же
2n=80, 68-47	Анадырское нагорье	Р. Комариная	» »
68-68	Чукотское нагорье	Пос. Апапельхино	» »
69-03 PL	Восточная Чукотка	Пос. Провидения	» »
69-21 PL	» »	Р. Ионивеем	» »
69-40 PL	» »	О. Колючин	» »
69-62 K	» »	Мыс Чаплин	» »
70-02 PL	» »	Пос. Нунлигран	Жукова, Тихонова, 1973
70-25 T	» »	Р. Амгуэма	
70-26 T	» »	» »	То же
71-38 PL	» »	Хр. Искатень	Жукова и др., 1973
72-11 PL	» »	Пос. Лорино	Жукова, неопубликованные данные
72-254	» »	Р. Чегитунь	
72-266	» »	» »	То же
70-15	О. Врангеля	Бухта Роджерс	Жукова, Петровский, 1972
71-43	» »	Бухта Сомнительная	Жукова и др., 1973
73-55	Анюйское нагорье	Оз. Верхний Илирней	Жукова, Петровский, 1975
76-51	» »	Р. Лельвергыргын	Жукова, неопубликованные данные
74-33 C	Анадырский залив	Пос. Беринговский	
2n≈80, C-62-00	Восточная Чукотка	Бухта Провидения	Жукова, 1967
69-22 PL	» »	Р. Ионивеем	Жукова, Петровский, 1971
71-21 PL	» »	Хр. Искатень	Жукова и др., 1973

* Авторы выражают благодарность П. Г. Жуковой за предоставленные материалы по хромосомным числам.

длинными извилистыми волосками (во многих случаях с антоциановой окраской). У растений *S. nelsoniana* соответствующие части генеративного побега опушены короткими прямыми волосками, нередко увенчанными красной железистой головкой. Опушение у последнего вида, как правило, светлое. Довольно интенсивная антоциановая окраска многих частей растения — стеблей, черешков и пластинок листьев, чашечек и завязей — характерна для *S. porsildiana*, тогда как у *S. nelsoniana* преобладает обычный для этого вида зеленый цвет. *S. nelsoniana* свойственны оранжевые и красные пыльники, а для *S. porsildiana* — темно-пурпуровые. На всей территории, где встречаются оба вида, отсутствуют растения с промежуточными признаками, хотя для обоих таксонов известны формы с признаками, характерными для других рас и видов цикла *Punctatae* A. Los. Как правило, растения *S. porsildiana* и *S. nelsoniana* не обитают вместе. Первый вид селится предпочтительно в местах долгого залеживания снега — по днищам ложбин, у основания крутых склонов и обрывов. Второй обладает более широкой экологической амплитудой, но в очень сильно заснеженных местах не произрастает. Возможность гибридизации этих двух видов кажется маловероятной в силу экологической изоляции, и в связи с кариологическими особенностями этих таксонов. За последние годы неоднократно проводилось исследование хромосомных чисел обоих видов на Чукотке, которое выявило определенные различия в кариотипах *S. porsildiana* и *S. nelsoniana*. В качестве иллюстрации ниже приводится перечень определений чисел хромосом у обсуждаемых видов, проведенных на материале из разных районов Чукотки (см. таблицу).

Сравнение ареалов *S. porsildiana* и *S. nelsoniana* неизбежно приводит к мысли о значительно большем возрасте первого вида, а сравнение хромосомных чисел этих двух таксонов дает возможность предполагать, что *S. porsildiana* могла быть исходной формой для возникновения более высокополиплоидных рас, давших начало *S. nelsoniana*.

На большей части своего ареала *S. porsildiana* встречается преимущественно в горных районах; она повсеместно ведет себя как горное растение, тяготея к местообитаниям, характерным для гористого рельефа. В самой южной части ареала — на Камчатке — *S. porsildiana* отмечена только выше границы лесной растительности, и это еще раз подчеркивает горную природу вида. Следует отметить, что именно в горах Камчатки наблюдаются растения с промежуточными признаками: одни из них могут рассматриваться как переходные формы между *S. porsildiana* и притихоокеанской расой *S. nelsoniana* ssp. *pacifica*, другие — как формы, связывающие *S. porsildiana* с эндемичным камчатским видом *S. purpurascens* Kom. Судя по многообразию рас и вариаций у таксонов цикла *Punctatae*, встречающихся в этом районе, можно предположить, что горы Камчатки и примыкающие к ним с севера горные системы в свое время явились одним из центров формообразования в данной таксономической группе. Вероятно, с этим связан и значительный полиморфизм популяций *S. nelsoniana* s. l. в районе, непосредственно прилегающем к Берингову проливу. Генезис, история становления и миграции каждого таксона этой группы представляются в высшей степени интересными проблемами и с точки зрения реконструкции условий Берингийской суши.

ЛИТЕРАТУРА

Ж у к о в а П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР, 2. Бот. ж., 52, 7. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56,2.— Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, 2. Бот. ж., 57, 4. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 2. Бот. ж., 61, 7. — Ж у к о в а П. Г., П е т р о в с к и й В. В., Т. В. П л и е в а. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Ж у к о в а П. Г., А. Д. Т и х о н о в а. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, 2. Бот. ж., 58, 3. — К о м а р о в В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, 2. — C a l d e r J. A., D. B. O. S a v i l e.

(1960). Studies in *Saxifragaceae* — III. *Saxifraga odontoloma* and *lyallii* and North American subspecies of *S. punctata*. Canad. J. Bot., 38. — Hultén E. (1973). Supplement to Flora of Alaska and neighboring territories. A study in the flora of Alaska and the Transberingian connection. Bot. Notiser., 126.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 VI 1976.

УДК 605 : 582.893

В. М. Виноградова

ЧТО ТАКОЕ *PEUCEDANUM MACROPHYLLUM* SCHISCHK. (*APIACEAE*)?

V. M. VINOGRADOVA. WHAT IS *PEUCEDANUM MACROPHYLLUM* SCHISCHK. (*APIACEAE*)?

Вид *Peucedanum macrophyllum* Schischk. был выделен Б. К. Шишкиным (1951) из вида *Peucedanum latifolium* (Bieb.) DC. При этом он основывался на том, что М. Биберштейн (Bieberstein, 1808) под наименованием *Selinum latifolium* Bieb. будто бы объединял два различных растения, одно из которых описано с Кавказа, а другое — с юга европейской части СССР. Название *Peucedanum latifolium* было сохранено Шишкиным за кавказским образцом, но растению, собранному на юге европейской части СССР, он дал новое название — *P. macrophyllum*. Однако, как выяснилось при изучении аутентичного материала по виду *P. latifolium*, хранящегося в гербарии Ботанического института АН СССР (БИН), под названием *Selinum latifolium* (с Кавказа и с юга европейской части СССР) Биберштейн описал совершенно идентичные растения, впоследствии справедливо перенесенные Декандоллем (De Candolle, 1830) в род *Peucedanum* L. На каком же основании Шишкин все же разделил этот однородный типовой материал? Недоразумение разъяснилось при изучении материала, хранящегося под названием *Peucedanum latifolium* в кавказском секторе гербария БИНа (LE). Оказалось, что за *P. latifolium* на Кавказе Шишкин ошибочно принял широко распространенный на юге европейской части СССР вид рода *Angelica* L. — *Angelica palustris* (Bess.) Hoffm. (=*Ostericum palustre* (Bess.) Bess.). Во «Флоре СССР» (т. XVII, 1951) *A. palustris* для Кавказа не приводится, хотя нахождение его там вполне закономерно, ибо вид растет как на юге европейской части СССР, так и в Казахстане и в Сибири.

Не так давно вид *A. palustris* был повторно собран на Северном Кавказе в Кабардино-Балкарии, о чем Ф. Ш. Османовой, Н. А. Жуковой и И. С. Виноградовым (1969) было сообщено в небольшой заметке. Авторы статьи естественно полагали, что обнаружили вид на Кавказе впервые, ссылаясь на тот факт, что ни в одном гербарии, в том числе и в гербарии БИНа, они его не обнаружили. Теперь можно утверждать, что и ранее были сборы *A. palustris* на Северном Кавказе в Майкопском районе и в гербарии БИНа хранятся 5 его гербарных образцов, определенных ранее как *Peucedanum latifolium*.

Исследованные образцы: г. Майкоп. левый берег р. Белой, в роще, 31 VII и 9 VIII 1911, Н. Шестоунов; Майкопская обл., в кустах у р. Лучки, левого притока р. Куржипс, 9 VIII 1916, Н. Шестоунов; окр. г. Майкопа, тенистые лесные овраги, IX 1924, Н. Л. Пастухов; Майкопский р-н, Кавказский заповедник, Гузерипль, поляна, 26 VII 1935, Л. Васильева.

Возможно, что на Северный Кавказ *Angelica palustris* проник сравнительно недавно, так как до 1911 г. его там не собирали. Что касается

произрастания на Кавказе *Peucedanum latifolium*, то о нем мы располагаем почти исключительно литературными данными (Галушко, 1964; Гроссгейм, 1967; Косенко, 1970) и единственным типовым образцом М. Биберштейна без конкретного указания на место сбора.

Таким образом, вид *Peucedanum macrophyllum* Schischk. следует считать синонимом ранее описанного вида *P. latifolium*, как это сделано во «Флоре Европы» (Tutin, 1968).

ЛИТЕРАТУРА

(Биберштейн М.). Bieberstein M. (1808). Flora taurico-caucasica, 1 : 213. — Галушко А. И. (1964). Определитель растений сенокосов и пастбищ Северного Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1967). Флора Кавказа, 7. — Косенко И. С. (1970). Определитель высших растений северо-западного Кавказа и Предкавказья. — Османова Ф. Ш., Н. А. Жукова, И. С. Виноградов. (1969). Новый род для флоры Кавказа — *Ostericum* Hoffm. Бот. ж., 54, 2.— De Candolle. (1830). Prodromus, 4 : 181. — Tutin T. G. (1968). Flora Europaea, 2 : 362.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 X 1976.

УДК 005 : 582.734

В. С. Нижников

О ТАКСОНОМИИ *CERASUS PUMILA* (L.) MICHX. И *C. BESSEYI* (BAILEY) LUNELL *(ROSACEAE)*

V. S. NIZHNIKOV. ON THE TAXONOMY OF *CERASUS PUMILA* (L.) MICHX. AND *C. BESSEYI* (BAILEY) LUNELL (*ROSACEAE*)

Рассмотрена история таксономического изучения американской низкой и западно-песчаной вишни. На основе ряда данных автор показал их родство с видами *Prunus* L. s. str. и перевел их в этот род, относя к собственно сливам (подрод *Prunus* (L.) Focke) в отличие от зарубежных исследователей, включающих их в подрод *Cerasus* (Mill.) Focke рода *Prunus*. Автор низвел также западно-песчаную сливу до подвида песчаной сливы.

Вишня американская низкая (или песчаная) впервые была описана ботаником Дюгамелем в 1755 г. без бинарного названия; в 1767 г. К. Линней описал ее как *Prunus pumila* (по: Wight, 1915). В дальнейшем несколько авторов установили ряд синонимов, ныне почти забытых (см.: Wight, 1915 : 65). После того как был выделен самостоятельный род *Cerasus* Mill., Мишо (Michaux, 1803) дал этому виду широко известное в XIX в. название *Cerasus pumila* (L.) Michx. Это название использовал, например, Фуллер (Fuller, 1867 — цит. по: Wight, 1915 : 66), изучавший вид в пределах его ареала.

Вишню западно-песчаную впервые описал Бейли (Bailey, 1894), хотя в культуре, по данным Уайта (Wight, 1915), этот вид известен с середины XIX в. Поскольку таксономия сем. *Rosaceae* Juss. в этот период определялась работой Фоке (Focke, 1888), новый вид был отнесен к подроду *Cerasus* (Mill.) Focke обширного рода *Prunus* в понимании этого автора. Видовое название было дано в честь профессора Бесси (С. Е. Bessey)— *P. besseyi* Bailey.

Вскоре Уо (Waugh, 1899) низвел новый таксон до вариации линнеевского вида *P. pumila* — *P. pumila besseyi* Waugh (Wight, 1915 : 66; Rehder, 1949 : 333). Действительно, морфобиологические особенности их настолько сходны, что они практически неотличимы друг от друга; только их ареалы, охватывающие восточные (*P. pumila*) и западные (*P. besseyi*) штаты США и лишь частично совпадающие, давали возможность исследователям различать эти виды. До выделения вишни Бесси в отдельный вид она, возможно, отождествлялась с *P. pumila*. Сходство условий обитания обоих

видов заставило американских исследователей назвать вишню низкую sand cherry, а вишню Бесси — west sand cherry.

Относя оба вида к роду *Prunus* L., все американские исследователи (Fuller, 1867 — цит. по: Wight, 1915; Bailey, 1894, 1935; Wight, 1915; Rehder, 1927; Britton, Brown, 1952) постоянно подчеркивают их принадлежность к подроду *Cerasus*.

В начале XX в. Кене (Koehne, 1912) опубликовал свою систему рода *Prunus*. В работе этого автора, придерживавшегося характерного для того времени морфолого-географического монотипического критерия вида, рассматриваемые нами виды приведены с приоритетными названиями *Prunus pumila* и *P. besseyi*. Кене отнес их к подроду *Cerasus* рода *Prunus* и тем самым подтвердил точку зрения американских ботаников на данные виды как виды вишни.

В дальнейшем Люнелл (Lunell, 1915—1916) впервые отнес *P. besseyi* к роду *Cerasus*, дав, таким образом, еще один синоним — *C. besseyi* (Bailey) Lunell.

В нашей стране объем рода *Prunus* был принят по Миллеру (Miller, 1768), т. е. меньший, чем у Фоке, при сохранении самостоятельного рода *Cerasus* Mill. Такой подход более логичен, если учесть полную генетическую изолированность вишен и слив. В этой связи таксономическое положение *P. besseyi* рассматривалось в соответствии с Люнеллом (см., например, Ковалев, 1936 : 157).

В настоящее время оба вида широко представлены в коллекциях в европейской части СССР, Урала и Сибири. Здесь они используются как плодовые растения, а также в селекции благодаря своим ценным биологическим свойствам — морозостойкости, слаборослости, иммунитету и устойчивости к вредителям; оба вида имеют диплоидное число хромосом ($2n=16$). Отмечается, что вишня Бесси более морозостойка, чем низкая.

Во «Флоре СССР» оба вида не указываются, и впервые в отечественной литературе их ботаническое описание одновременно сделали И. Т. Васильченко (1954) и С. Я. Соколов (1954). В отношении таксономии вида первый из указанных авторов присоединился к мнению Люнелла и представил его как *C. besseyi* (Bailey) Lunell, а Соколов, очевидно, полагая, что он впервые перевел этот вид в род *Cerasus*, назвал его *C. besseyi* (Bailey) Sok. В списке синонимов он не приводит приоритетного названия *C. besseyi* (Bailey) Lunell. Видимо, работа Люнелла осталась ему неизвестной. Следовательно, Соколов отнес этот вид к роду *Cerasus* независимо от Люнелла и установленное им название явилось не более чем синонимом приоритетного названия *C. besseyi* (Bailey) Lunell.

Аналогично поступил Соколов и в отношении вишни низкой *P. pumila* L. Несмотря на то что еще Мишо (Michaux, 1803) относил ее к роду *Cerasus*, Соколов дал синоним — *C. pumila* (L.) Sok. — без ссылки на этого автора.

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что вишни Бесси и песчаную следует относить к роду *Prunus* L. s. str.

Как известно, современная систематика требует применения различных методов к объектам исследования (см., например, Козо-Полянский, 1950). В соответствии с этим отметим следующее.

Согласно морфологическим данным, оба вида гораздо ближе к роду *Prunus*, чем к роду *Cerasus*. Генеративные почки у них располагаются группами по 2—3 в пазухах листьев, как у восточно-азиатских видов сливы, в то время как у настоящих вишен и филогенетически близких к ним черемух (род *Padus* Mill.) почки одиночные. Листья в почках свернутые, как у видов сливы, а у вишен листья сложены вдоль. Соцветия у вишен песчаной и Бесси 2—3-цветковые, простые, с укороченными цветоносами, а у настоящих вишен цветки собраны в зонтик или в щиток. Оба вида характеризуются подземным прорастанием, как некоторые представители *Prunus* L. s. str., *Armeniaca* Scop., *Persica* Mill., *Amygdalus* L., в то время как у настоящих вишен и черемух семядоли выносятся на поверхность.

Использование генетико-селекционного метода приводит к тем же выводам. Так, еще Хедрик (1937) отметил, что песчаная вишня несет признаки многих косточковых и в силу этого легко скрещивается как с диплоидными видами *Prunus*, так и с видами *Armeniaca*, *Persica* и других родов. Фертильные гибриды получены Олдерманом (Alderman, 1926), Ганзеном (Hansen, 1927), И. В. Мичуриным (1936), М. М. Ульянищевым (1938), П. Н. Яковлевым (1939), Н. Н. Тихоновым (1939, 1940), Х. К. Еникеевым (1960), И. С. Руденко (1973), А. С. Толмачевой (1973), автором этой статьи и другими исследователями.

В то же время, несмотря на многочисленные попытки, никому не удалось получить гибрид между песчаной или западно-песчаной вишней и настоящими вишнями. Встречающаяся в литературе ссылка на Олдермана (1926), якобы получившего такой гибрид, несостоятельна, так как, по Найту (Knight, 1969), участие в скрещивании западно-песчаной вишни недостоверно.

Имеющиеся в литературе (Казьмин, 1966, и др.) названия гибридных растений «вишне-сливы» возникли именно потому, что *C. besseyi* (Bailey) Lunell считается вишней.

Исходя из факта отличной скрещиваемости западно-песчаной вишни с видами рода *Prunus* L. s. str., Х. К. Еникеев (1960), А. З. Былда (1965) и И. С. Руденко (1973) считают, что этот вид генетически ближе к данному роду.

Использование иммуннологического метода дало дополнительные сведения для решения этого вопроса.

Почти все виды рода *Cerasus* поражаются грибком *Coccomyces hiemalis* Hig., вызывающим специфическое заболевание — коккомикоз. В то же время виды рода *Prunus* L. s. str. поражает другой грибок — *C. prunophora* Hig. (Льюис, 1956). Грибки обладают высокой избирательностью к растению-хозяину. В 1973—1976 гг. мы наблюдали поражение коккомикозом видов вишни из секции *Cerasus*, ряда видов подрода *Microcerasus*, а также видов миндаля и черемухи. Между тем поражения представителей *Prunus*, а также песчаной и западно-песчаной вишни не были отмечены; это свидетельствует о сходной устойчивости видов сливы и рассматриваемых нами видов к возбудителю коккомикоза вишни.

На основании генетико-селекционной близости видов сливы, песчаной и западно-песчаной вишен следовало ожидать сходства их химизма.

Как показали хемотаксономические исследования С. А. Острейко (1969), вишня Бесси содержит изомеры хлорогеновой кислоты, характерные для рода *Prunus* и отличные от таковых у *Cerasus*.

В связи с изложенным мы полагаем, что объем родов *Prunus* и *Cerasus* нуждается в пересмотре. Учитывая генетическую близость вишен низкой и Бесси к роду *Prunus* L. s. str. и полную изолированность этих видов от рода *Cerasus*, необходимо рассматривать эти виды (составляющие подсекцию *Myricocerasus* Koehne секции *Spiraeopsis* Koehne подрода *Cerasus* (Mill.) Focke рода *Prunus* L.) в составе рода *Prunus* L. s. str. и именовать их «слива низкая» (синоним «восточная песчаная») и «слива Бесси» (синоним «западно-песчаная»). Этим будет внесено изменение в систему Кене (Koehne, 1912), некритически воспринятую позднейшими исследователями.

Рассматриваемые виды следует отнести к секции *Americanae* Kov. рода *Prunus* (по системе Ковалева, 1964), выделив в ней особую подсекцию *Myricocerasus* Koehne.

Мы полагаем, что название подсекции *Myricocerasus* Koehne следует сохранить, во-первых, как традиционное, а во-вторых, с целью подчеркнуть принадлежность к ней видов, ранее относимых к роду *Cerasus*.

С развитием популяционной генетики стала ясна роль внутри- и межпопуляционных процессов для теории эволюции и в конечном итоге для видообразования (Четвериков, 1926). Все большее значение приобретает популяционно-экологический подход к проблемам систематики, вследствие чего возникла политипическая концепция вида. Вид понимается

как система подразделений (Вавилов, 1931). Существенным критерием вида признается нескрещиваемость с другими, близкими видами.

Исходя из этого и учитывая только частичное совпадение ареалов сливы низкой и западно-песчаной (Ковалев, Костина, 1935), их большое морфобиологическое сходство (почти полную идентичность), легкую скрещиваемость, мы склонны считать западно-песчаную сливу подвидом *P. pumila* : *P. pumila* L. ssp. *besseyi* (Bailey) ssp. nov. Такая точка зрения согласуется с общепринятыми воззрениями на подвид как географическую расу.

ЛИТЕРАТУРА

Б ы л д а А. З. (1965). О систематическом положении так называемой песчаной вишни. Бюлл. Сиб. бот. сада (Томск), 6. — В а в и л о в Н. И. (1931). Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 26, 3. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1954). Новые для культуры виды вишни. — Е н и к е е в Х. К. (1960). Биологические особенности сливы и выведение новых сортов. — К а з ь м и н Г. Т. (1966). Дальневосточные сливы. — К о в а л е в Н. В. (1936). Дикие виды рода *Prunus* L. s. str. Северной Америки и их значение для селекции СССР. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 8, 5. — К о в а л е в Н. В. (1964). Ареалы и систематика видов сливы. В кн.: Научные труды Майкоп. опытн. ст. ВИР, 11. — К о в а л е в Н. В., К. Ф. К о с т и н а. (1935). К изучению рода *Prunus* Focke. — К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1950). Значение различных методов в систематике растений. В кн.: Пробл. бот., 1. — Л ь ю и с Ф. (1956). Пятнистость листьев вишни. В кн.: Болезни растений. М. — М и ч у р и н И. В. (1936). Итоги шестидесятилетних работ. — О с т р е й к о С. А. (1969). Изомеры хлорогеновой кислоты у вишни. Вестн. с.-х. науки, 3. — Р у д е н к о И. С. (1973). Биологические особенности песчаной вишни (*Prunus besseyi* Bailey) и ее генетико-селекционное значение. В кн.: Отдаленная гибридизация косточковых и ореха. — С о к о л о в С. Я. (1954). Род *Cerasus* Juss. В кн.: Деревья и кустарники СССР, III. — Т и х о н о в Н. Н. (1939). Американская песчаная вишня. Садоводство, 2—3. — Т и х о н о в Н. Н. (1940). Американская песчаная вишня и ее роль в селекции северных сортов. Вестн. с.-х. науки, плодово-ягодн. культуры, 1.— Т о л м а ч е в а А. С. (1973). Сливо-вишневые гибриды Красноярской опытной станции садоводства. В кн.: Садоводство Восточной Сибири. — У л ь я н и щ е в М. М. (1938). Моя работа с плодовыми. — Флора СССР (1941), 10. Роды *Prunus*, *Cerasus*. — Х е д р и к У. П. (1937). Помология. — Ч е т в е р и к о в С. С. (1926). О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. В кн.: Классики современной генетики (1966). — Я к о в л е в П. Н. (1939). Факт поглощения наследственных признаков отца при отдаленной гибридизации. Яровизация, 4 (25). — A l d e r m a n W. N. (1926). New fruits produced at the University of Minnesota fruit breeding farm. Univ. Minnesota Agr. Exp. Sta. Bull., 230. — B a i l e y L. N. (1894). The native dwarf cherries. N. Y. Cornell. Agr. Exp. Sta. Bull., LXX. — B a i l e y L. N. (1935). The standard Cyclopedia of Horticulture. 3, N. Y.—B r i t t o n, B r o w n. (1952). Illustrated flora of the north-eastern United States and adjacent Canada, v. 2. — F u l l e r A. S. (1867). The small Fruits Culturists. — F o c k e W. O. (1888). *Rosaceae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien (1894) 3. — H a n s e n N. C. (1927). Plant Introductions 1895—1927. Hort. Depart. Agr. Exp. Sta. of South Dacota Bull., 224. — K n i g h t A. (1969). Abstract Bibliography of Fruit Breeding and Genetics to 1965. *Prunus*. Kent, England. — K o e h n e E. (1912). Subgenus Cerasi systema novum. In: Sargent, Planta Wilsoniana, 1, part 2, (4), Cambridge. — L u n e l l J. (1915—1916). Enumeration plantae Dacotae Septentrionalis vasculares. Amer. Midland Naturalist, Indiana, U. S. A. — M i c h a u x A. (1803). Flora boreali-americana. . ., 1. — M i l l e r P. (1768). Gardener Dictionary, ed. 8. — R e h d e r A. (1927). The Manuel of cultivated Trees and Shrubs. Ed. 2, copyright (1949). — R e h d e r A. (1949). Bibliography of Cultivated Trees and Shrubs. — W a u g h F. A. (1899). Report of horticulturist; 12th annual report of Vermont Agr. Exp. St., Burlington, Vermont. — W i g h t W. F. (1915). Native american species of *Prunus*. U. S. Depart. Agric. Bull. 179 : 69.

Ботанический сад
Воронежского государственного
университета.

Получено 3 XII 1974.

УДК 005 : 582.26 (477.7)

И. В. Макарова

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ РОДА *THALASSIOSIRA* CL. *(THALASSIOSIRACEAE)* ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

I. V. MAKAROVA. NEW DATA TO THE STUDY OF *THALASSIOSIRA* CL. GENUS (*THALASSIOSIRACEAE*) FROM THE BLACK SEA

Приводятся сведения о двух видах рода *Thalassiosira* Cl. из Черного моря, изученных с помощью трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов. Один вид описан как новый для науки, второй, ранее описанный, переведен в синонимы другого вида.

Применение трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов (ТЭМ и СЭМ) при изучении морфологии диатомовых водорослей дает много новых возможностей для познания деталей структуры панциря. Это не только способствует использованию новых таксономически значимых признаков, но позволяет более объективно оценивать границы изменчивости вида и определять его систематическое положение.

Материалом для настоящей работы послужили пробы с культурой *Thalassiosira* Cl., выделенной из Черного моря Л. А. Ланской и любезно предоставленной мне для исследования, а также пробы из коллекции А. И. Прошкиной-Лавренко. Всестороннее исследование богатого культурального материала позволило описать новый для науки вид. Изучение черноморских образцов в ТЭМ и СЭМ, по которым в свое время был описан вид *Thalassiosira subsalina* Pr.-Lavr. (Прошкина-Лавренко, 1955), дало возможность отождествить его с *T. baltica* (Grun.) Ostf. и дать расширенный и дополненный новыми данными диагноз.

Thalassiosira ordinaria Makar. sp. nov.

Cellulae tympaniformes, humiles, 3.5—5.5 mkm altae, in catenulas breves conjunctae. Chloroplasti laminati parvi. Frustula copula unica praedita. Valvae orbiculares, planae, 15—30 mkm in diam. Structura areolata, areolis parvulis, fasciculatis, 26 pro 10 mkm, seriatis, seriebus lateralibus mediali parallelis. Rimoportula prope limbum sita, parte exteriore tubuliformi, cā 1 mkm longa, interiore brevissima. Fultoportulae marginales anulum in limbo formantes, reguläriter 5 pro 10 mkm dispositae, centrales una (raro duae) parte exteriore cā 0.8 mkm, interiorem superante, a facie valvae interiore poris 4 cinctae. Limbus angustissimus, structura areolata, areolis parvis, subelongatis, radialiter seriatis, 35—38 pro 10 mkm (tab. I, II).

T y p u s: URSS, Mare Nigrum, Decembri 1973, L. A. Lanskaja; in Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A f f i n i t a s. Species nostra areolarum dispositione *Th. balticae* (Grun.) Ostf. similis est, sed fultoportula centrali pro more una et fultoportulis marginalibus anulum unum in limbo differt.

Клетки с пояска имеют вид низкого барабана, 3.5—5.5 мкм выс., соединены тонким слизистым тяжем в короткие цепочки. Хлоропласты в виде нескольких мелких пластинок. Панцирь с одним вставочным ободком (табл. I, *5—7*; табл. II, *6*, см. вклейки). Створки круглые, плоские, 15—30 мкм в диам., с низким загибом (табл. I, *5—7*). Структура створок из мелких ареол, расположенных в отчетливых пучках, в которых ряды ареол параллельны среднему ряду (табл. I, *1*, *2*). Ареолы одинаковой величины, образуют плотную сеть, 26 ареол в 10 мкм (табл. I, *2*, *3*, *5*, *6*; табл. II, *3*). У загиба створки один щелевидный (двугубый) вырост, имеющий более длинную наружную часть в виде трубки, около 1 мкм дл. (табл. I, *2*, *4*; табл. II, *5*) и очень короткую и маленькую внутреннюю часть (табл. II, *2*). Подпертые выросты образуют одно краевое кольцо на загибе створки, расположены они очень равномерно, 5 в 10 мкм, и направлены под углом к створке (табл. I, *5—7*; табл. II, *1*). В центре створки один подпертый вырост (табл. I, *3*, *5*, *6*; табл. II, *3*), очень редко —

два выроста (табл. I, *7*; табл. II, *4*). Их наружная часть больше, чем внутренняя, около 0.6—0.8 мкм (табл. I, *6*; табл. II, *2*, *5*). С внутренней стороны стенки створки подпертые выросты окружены четырьмя порами. Загиб створки очень узкий, со структурой из мелких, слегка удлиненных ареол, расположенных в радиальных рядах, по 35—38 в 10 мкм.

Солоноватоводный планктонный вид.

Т и п: Черное море, декабрь 1973, Л. А. Ланская; хранится в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде.

Р о д с т в о. По характеру расположения ареол обнаруживает сходство с *Thalassiosira baltica* (Grun.) Ostf., но отличается одним кольцом подпертых выростов в прикраевой зоне и наличием обычно одного подпертого выроста в центре створки.

Thalassiosira baltica (Grun.) Ostf.

Син. *Thalassiosira subsalina* Pr.-Lavr., Бот. матер. отд. споров. раст. БИН АН СССР, 1955, 10-47, табл. I, II.

Клетки с пояска имеют вид барабана, 20—45 мкм выс.; образуют цепочки из 2—8 клеток. Хлоропласты немногочисленные, в виде округлых пластинок, прилегающих к створкам. Панцирь с двумя вставочными кольцевидными ободками (табл. IV, *4*, см. вклейку). Створки круглые, плоские, 16.5—45 мкм в диам. (табл. IV, *3*). Структура створок из круглых ареол, расположенных в радиальных рядах, образующих пучки, в которых ряды параллельны среднему ряду пучка (табл. III, *1*, *2*, см. вклейку; табл. IV, *1*—*3*). В центральной части створки ареолы более мелкие и рыхло расположенные, 20—24 ареолы в 10 мкм, в периферической зоне более круглые и теснее расположенные, 24—26 в 10 мкм (табл. III, *1*, *2*). Внутренняя мембрана ареол — велум — ситовидная, 24 перфорации в 1 мкм (табл. III, *4*, *5*). Щелевидные выросты по 2—4 расположены по краю створки и имеют форму длинной трубки до 1.6—1.8 мкм дл. с наружной стороны створки (табл. IV, *2*, *9*); их короткая часть в виде уплощенной трубки с утолщенными краями находится с внутренней стороны створки (табл. IV, *5*, *6*, *9*). Подпертые выросты довольно крупные, до 1 мкм дл., расположены в шахматном порядке, образуя кольцо на границе с загибом створки (табл. III, *1*, *2*; табл. IV, *1*—*3*). В центре створки от 2 до 5 свободно расположенных подпертых выростов (табл. III, *4*, *5*); с наружной стороны створки они не выступают над ее поверхностью и представлены только небольшими отверстиями (табл. IV, *7*), а с внутренней поверхности створки представляют собой слегка выступающие трубки, окруженные четырьмя порами (табл. IV, *8*). Загиб створки из мелких ареол, расположенных в радиальных и вторично косых рядах, 40—48 рядов в 10 мкм (табл. III, *3*; табл. IV, *2*).

Широкобореальный, солоноватоводный планктонный неритический вид, обитающий часто в опресненных участках морей. Известен в Черном, Азовском, Каспийском, Балтийском (Финский залив, Невская губа, Нарвский и Рижский заливы) и Белом (Чешская губа) морях, в реках Северная Двина и Печора; в ископаемом состоянии — в верхнем сармате Таманского полуострова, акчагыле р. Урал, в межледниковых отложениях рек Мги, Вытегры, в котловине Ладожского озера и на территории Карелии, в позднеледниковых отложениях Белого моря и в плейстоцене Скандинавии.

ЛИТЕРАТУРА

П р о ш к и н а - Л а в р е н к о А. И. (1955). Реликтовые диатомовые водоросли в планктоне Черного моря. Бот. матер. отд. споров. раст., 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VI 1976.

УДК 576.312.37 : 005 : 582.572.2 (574)

Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ALLIUM* В КАЗАХСТАНЕ

L. I. VAKHTINA, G. L. KUDRJASCHOVA. CYTOTAXONOMIC STUDIES OF SOME *ALLIUM* SPECIES FROM KAZAKHSTAN

Излагаются результаты цитотаксономического исследования 9 видов лука Казахстана (*Allium pallasii*, *A. coeruleum*, *A. caesium*, *A. oreoprasum*, *A. flavescens*, *A. platyspathum*, *A. hymenorrhizum*, *A. kokanicum*, *A. petraeum*). Обсуждаются вопросы внутривидовой кариологической и фенотипической изменчивости видов *Allium* и на основании этого уточняются границы некоторых видов (*A. pallasii*, *A. coeruleum*, *A. caesium*, *A. hymenorrhizum*). Сделан вывод, что *A. hymenorrhizum* и *A. kaschianum* являются тетраплоидной и диплоидной расами одного вида и название *A. kaschianum* приводится как синоним *A. hymenorrhizum*. Кариотипы *A. coeruleum*, *A. platyspathum*, *A. flavescens* описаны впервые.

Большой и разнообразный род *Allium* представлен в СССР почти половиной видов (около 250), большая часть которых распространена в Казахстане и Средней Азии (около 200 видов). Наиболее полный систематический обзор луков Казахстана и Средней Азии дан А. И. Введенским во «Флоре СССР» (1935), затем в региональных «Флорах» и определителях им же (1941, 1963, 1971), Н. В. Павловым и П. П. Поляковым (1958), В. Г. Цаголовой (1969).

Виды *Allium* Казахстана почти не изучены кариологически. Несмотря на то что некоторые из них были объектами исследования цитологов, цитотаксономическое исследование рода *Allium* L. этого района не проводилось. Насколько можно судить по уже имеющимся цитосистематическим данным по роду *Allium* (Ownbey, Aase, 1956; Eid, 1963; Kollmann, 1969, 1970, 1973; Чешмеджиев, 1969, 1971; Bothmer, 1970; Konvička, 1972), такие исследования очень полезны при уточнении объема видов и выяснении филогенетических отношений внутри рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования был собран нами во время экспедиционной поездки в Казахскую ССР в 1973 г. Мы использовали также разные виды *Allium*, собранные в Казахской ССР Р. О. Закировой, О. Л. Ловелиус и Н. С. Филатовой, которым мы приносим благодарность за представленный материал.

При определении собранного материала был использован гербарий Ботанического института АН СССР (LE). Исследованные нами луки относятся к секциям *Haplostemon* Boiss. и *Rhizirideum* Don, или, согласно предварительной схеме системы рода *Allium*, представленной Р. В. Камелиным (1973), к подродам *Allium* и *Rhizirideum* (G. Don) Wendelbo:

1. Subgen. *Allium*: *A. pallasii* Murr., *A. coeruleum* Pall., *A. caesium* Schrenk;

2. Subgen. *Rhizirideum*: *A. oreoprasum* Schrenk, *A. flavescens* Bess., *A. platyspathum* Schrenk, *A. hymenorrhizum* Ledeb., *A. kokanicum* Regel, *A. petraeum* Kar. et Kir.

Для цитологического исследования луковицы выращивали (по 5—10 штук от каждого вида) в оранжерее. Изучали соматический набор хромосом в меристеме корней, предварительно обработанных 0.5% раствором колхицина. Корни фиксировали по Батталья (5 : 1 : 1 : 1), хранили в 70% спирте. Давленые препараты готовили по обычной методике: окраска по Фёльгену с предварительным гидролизом в 50%-й соляной кислоте при комнатной температуре в течение 20 мин., промывка в трех сменах сернистых вод, выдерживание в водопроводной воде, раздавливание в 45%-й уксусной кислоте и заключение в канадский бальзам после проводки через бутиловый спирт и ксилол. Изучение хромосомного на-

бора каждого вида проводилось на 7—10 метафазных пластинках. Измерения выполнены на рисунках. Микрофотографии сделаны с помощью микрофотонасадки на микроскопе Nf.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

A. pallasii **Murr.** Вид, широко распространенный на юге Западной Сибири, в Казахстане, Средней Азии (заходит в Центральную Азию).

Мы имели материалы из следующих пунктов:

1. Северо-восточные отроги Заилийского Алатау, Алма-атинский заповедник, среднее течение реки Талгар, южные склоны гор, № 300, 4 VII 1973. Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

2. Восточный Казахстан, Целиноградская обл., Кургальджинский район, в 6 км к югу от сел. Арыкты, ковылково-полынная степь, № 292, 18 VI 1973. О. Л. Ловелиус.

Широкое распространение, различия в экологии, большая амплитуда изменчивости *A. pallasii* не раз побуждали систематиков искать признаки, на основании которых можно было бы расчленить вид. Введенский (1928, 1935) отмечал различие в оболочках луковиц у растений из южной и северной частей ареала, но не считал это достаточным для таксономического разделения вида, так как другие, характерные для *A. pallasii* признаки (окраска и форма листочков околоцветника, форма и длина тычинок, строение покрывала и др.) обнаруживают большую константность по всему ареалу. Другие систематики тоже сохраняли *A. pallasii* в его первоначальном объеме (Павлов, Поляков, 1958).

Наш материал собран в различных частях ареала вида — южной, где это растение обитает в горах на скалистых и каменистых местах, и северной — области полупустынь. Материал из этих пунктов морфологически различен: в северной части ареала (Восточный Казахстан) — мелкие растения (до 20 см выс.) с редкими зонтиками (не более 30 цветков в каждом) и относительно длинными цветоножками; в южной части — крупные растения (до 60.5 см), с густыми зонтиками (около 90 цветков в каждом) и относительно короткими цветоножками. Обе формы по количественным признакам не выходят за пределы изменчивости вида. Как правило, из каждого географического пункта имеется гербарий, представляющий в том или ином соотношении растения с различным сочетанием этих признаков. Так, высота растений колеблется от 15 до 60 см, в зонтике — от 15 до 100 цветков, длина цветоножек — от 1 до 2.1 см. Однако при сравнении материала из южных и северных частей ареала выяснилось, что изменчивость по этим признакам носит явно выраженный межпопуляционный характер. Наш материал, представленный двумя крайними формами изменчивости *A. pallasii*, оказался нетождественным и кариологически.

В обеих популяциях мы нашли число 2n=16. Хромосомные наборы состоят из 6 пар субметацентрических хромосом длиной от 9.0 до 6.0 мкм и 2 пар спутничных хромосом (рис. 1, *1* и *2*). Хромосомные наборы растений из этих двух популяций различаются размерами спутников. 2 пары спутничных хромосом неодинаковы по длине и положению первичной перетяжки. Более длинные спутничные хромосомы являются акроцентричными, они занимают V или VI место в наборе по величине. Спутничные хромосомы более короткой пары — самые малые хромосомы набора (VIII), причем хромосомы этой пары не гомологичны по положению центромеры: одна из них субметацентрическая, тогда как другая акроцентрическая. У всех четырех хромосом у растений из Восточного Казахстана имеются спутники точечного типа.

В хромосомном наборе растений из Алма-атинского заповедника обе пары спутничных хромосом несут спутники, средняя величина которых около 1 мкм (рис. 1, *1*).

Наши результаты кариологического исследования *A. pallasii* и сравнение этих данных с ранее полученными (Вахтина, 1971; Закирова, Вахтина,



Рис. 1. Метафазные пластинки из меристемы корней видов лука подрода *Allium* L.
1, 2 — A. pallasii; 3, 4 — A. caesium; 5 — A. coeruleum.

1974) указывают на кариологический полиморфизм *A. pallasii*. Между кариотипами растений из разных популяций наблюдаются различия в морфологии спутничных хромосом, а также в наличии B-хромосом.

A. coeruleum **Pall.** Вид с большим ареалом, охватывающим Западную Сибирь, Казахстан, Среднюю и Центральную Азию.

Место сбора материала: восточные отроги хребта Терскей-Алатау, у подножья гор к юго-западу от пос. Нарынкол, у речки, № 313, 6 VII 1973. Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

Вид *A. coeruleum* в гербарии часто смешивается с *A. caesium*, от которого он внешне трудно отличим. Достоверным различием между гербарными образцами этих видов, на которое указано во всех таксономических работах, является форма внутренних тычинок: у *A. caesium* они в два раза шире наружных, на $^2/_3$ расширенные, тупозубчатые; у *A. coeruleum* внутренние тычинки шире наружных только при основании. Районы распространения этих видов в значительной степени совпадают, но на основании изучения гербарного материала можно с достоверностью утверждать, что популяции этих видов в одном и том же географическом районе более или менее изолированы, и только иногда они скрещиваются. В этом случае мы имеем материал, промежуточный по признаку, хорошо их

различающему (внутренние тычинки расширены почти до половины, с короткими зубцами или без них).

Изучение гербарного материала и наблюдения в районах сбора позволяют говорить об одинаковой экологии *A. coeruleum* и *A. caesium*: они произрастают на травянистых склонах и каменистых местах в высокогорных районах Средней Азии в степях и полупустынях Северного Казахстана.

У *A. coeruleum* 2n=16. 2 пары хромосом — спутничные (рис. 1, *5*). Самые крупные — 7.7 мкм, самые мелкие — около 5.5 мкм. 2 пары спутничных хромосом различаются по величине и характеру спутника. Пара более крупных занимает IV или V место в кариограмме, длина их 6.5 мкм, индекс отношения плеч более 3. К коротким плечам прикреплены округлые, иногда довольно крупные (до 1 мкм) спутники. Вторая пара спутничных хромосом занимает VII или VIII место в наборе, т. е. они либо равны самой маленькой хромосоме набора, либо даже меньше ее. Спутники у этих хромосом очень маленькие, точечного типа. Следует отметить, что в наборе преобладают хромосомы с несколько большей, чем это обычно наблюдается у луков, степенью асимметрии — резко субметацентрические и даже акроцентрические хромосомы, только 2 пары имеют индекс отношения плеч около 1.

***A. caesium* Schrenk.** Вид, широко распостраненный в Средней и Центральной Азии, Казахстане и в восточных районах европейской части СССР.

Были исследованы растения из двух популяций:

1. Северные отроги Заилийского Алатау, Алма-атинская обл., Каскеленский р-н, окр. сел. Кастек, № 297, 15 VII 1973. Л. И. Вахтина, Р. О. Закирова.

2. Западный Казахстан, 30 км восточнее сел. Карсакпай, мелкосопочник, № 342, 13 X 1973. Н. С. Филатова.

Растения из окрестностей селения Кастек оказались диплоидными — 2n=16. Набор состоит из субметацентрических и акроцентрических (отношение плеч последних около 2) хромосом длиной от 8.0 до 4.5 мкм, а также из двух пар спутничных акроцентрических хромосом длиной 6.0 и 4.5 мкм. К коротким плечам хросомом прикреплены спутники точечного типа (рис. 1, *4*; рис. 3, *2*).

Растения, собранные в Западном Казахстане, имеют 32 хромосомы, т. е. они являются тетраплоидами. В наборе мы обнаружили 4 спутничные акроцентрические хромосомы со спутниками точечного типа (рис. 1, *3*). Нами не проводился подробный анализ морфологии хромосом, однако следует отметить, что в наборе, в основном состоящем из метацентрических и субметацентрических хромосом, имеются и акроцентрические хромосомы.

Таким образом, кариологически *A. coeruleum* и *A. caesium* различны.

Морфологически *A. caesium* близок к *A. litvinovii* Drob., обитающему в Алайском и Ферганском хребтах. *A. litvinovii* был намечен к описанию автором в 1916 г. Введенский (1935), затем Л. Г. Кащенко и Е. В. Никитина (1961) подтвердили морфологическую обособленность намеченного к описанию вида, однако до 1971 г. *A. litvinovii* не был опубликован и включался в объем *A. caesium*. Л. И. Вахтина (1965а) исследовала кариологически *A. litvinovii* (под названием *A. caesium*) из Ферганы. При сравнении кариотипа *A. litvinovii* с кариотипом *A. caesium* из окрестностей Кастека можно отметить следующие различия: в диплоидном наборе растений из Ферганы имеется только одна пара спутничных хромосом, причем она занимает V место в наборе и является слабо асимметричной (отношение плеч 1.42). Эти спутничные хромосомы не идентичны ни одной из двух пар спутничных хромосом растений *A. caesium* из окрестностей Кастека. Кроме того, у растений из Ферганы имеются исключительно метацентрические и субметацентрические хромосомы (отношение плеч 1.31—1.5), тогда как у растений из Кастека хромосомы имеют значительно большую степень асимметрии (отношение плеч акроцентрических хромо-



Рис. 2. Метафазные пластинки из меристемы корней видов лука подрода *Rhizirideum*.
1, 2 — A. hymenorrhizum; *3 — A. kokanicum*; *4 — A. platyspathum*; *5 — A. petraeum*; *6 — A. oreoprasum*; *7 — A. flavescens.*

сом 2). Таким образом, наше исследование кариотипа *A. caesium* подтверждает его отличие от кариотипа *A. litvinovii*. Безусловно, морфологически неоднородный и кариологически полиморфный вид *A. caesium* (наличие диплоидных и тетраплоидных популяций) требует дальнейшего изучения.

A. oreoprasum **Schrenk.** Высокогорный среднеазиатский вид. За пределами СССР распространен в Центральной Азии (Монголия, Кашгария, Тибет).

Материал был собран из центральной части ареала вида: восточные отроги хребта Терскей-Алатау, окр. пос. Нарынкол, гора Ак-Булак, юго-западные склоны, среди камней, № 309, 6 VII 1973. Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

Насколько можно судить по гербарию, этот вид весьма стабилен морфологически и экологически.

2n=16. В наборе 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом от 8.0 до 5.5 мкм и одна пара спутничных хромосом. Последние — акроцентрические, спутник точечного типа, прикреплен к короткому плечу (рис. 2, *6*).

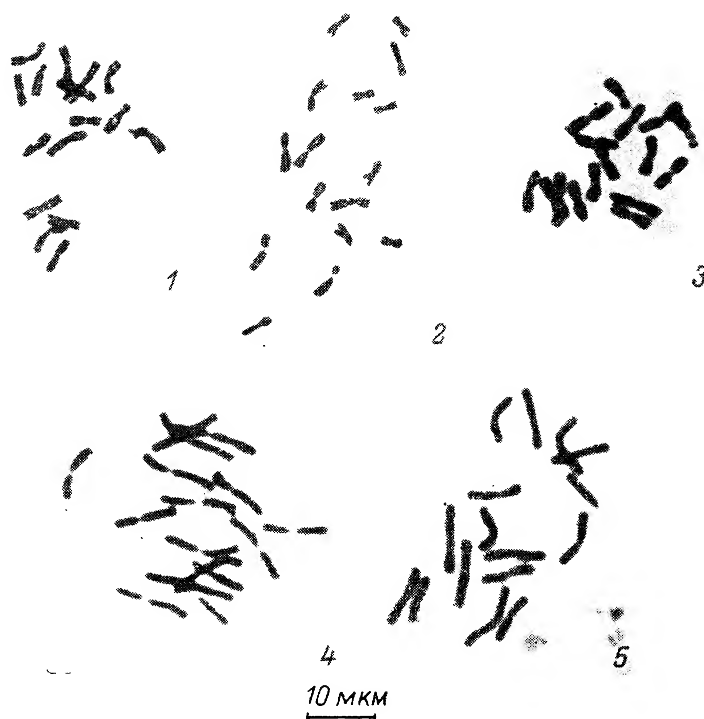


Рис. 3. Метафазные пластинки из меристемы корней видов лука (микрофотографии).

1 — A. petraeum, 2 — A. caesium, 3 — A. hymenorrhizum, 4 — A. platyspathum, 5 — A. kokanicum.

A. flavescens **Bess.** Широко распространен на юго-востоке европейской части СССР, в Казахстане и Западной Сибири. Ближайший к нему вид — *A. albidum* Fisch. ex Bess., распространенный на юге европейской части СССР, на Кавказе (в Армении), Курдистане.

Материал собран в Целиноградской области, в 9 км к северо-востоку от сел. Арыкты, ковылковая степь, № 295, 25 VI 1973. О. Л. Ловелиус.

2n=16. В наборе 7 пар сравнительно крупных (от 11.5 до 7 мкм) метацентрических и субметацентрических хромосом и одна пара акроцентрических спутничных хромосом (длина 8.5 мкм, индекс отношения плеч 2.0). Спутник точечного типа (рис. 2, 7).

A. platyspathum **Schrenk.** Высокогорный вид, распространенный в Средней Азии, на Алтае и в Кашгарии. Ближайший к нему вид *A. amblyophyllum* Kar. et Kir., Введенский (1935, 1963, 1971) включил в состав *A. platyspathum*, а П. П. Поляков (Поляков, 1950; Павлов, Поляков, 1958) считает *A. platyspathum* и *A. amblyophyllum* самостоятельными видами (различия в морфологии стебля и листьев), замещающими друг друга в разных горных поясах: *A. platyspathum* обитает в субальпийском и альпийском поясах, *A. amblyophyllum* — в среднем горном поясе. В связи с разногласиями систематиков, касающихся этого вида, было бы интересно исследовать кариологически материал из среднегорного пояса.

Место сбора материала: восточные отроги хребта Терскей-Алатау, окр. селения Нарынкол, на горе Ак-Булак, субальпийские луга, № 314, 6 VII 1973. Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

2n=16. В наборе 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом и одна пара резко акроцентрических спутничных хромосом. Метацентрические и субметацентрические хромосомы образуют ряд, постепенно убывающий по длине (от 10.7 до 6.4 мкм), спутничные имеют

длину около 7 мкм; к их короткому плечу прикреплен округлый спутник около 1.5 мкм, по величине превышающий это плечо (рис. 2, *4*; рис. 3, *4*).

A. hymenorrhizum **Ledeb.** (=*A. kaschianum* Regel).

A. kaschianum был описан Регелем в 1887 г. из района верховий рек Каш и Кегень. Он привел следующие признаки, отличающие *A. kaschianum* от *A. hymenorrhizum*: ползучее и разветвленное корневище с многочисленными луковицами, бумагообразные, только на конце расщепленные оболочки луковиц, широкие вздутые влагалища листьев, линейно-ланцетные листочки околоцветника, в середине немного расширенные нити тычинок. На основании изучения материала из классического местообитания А. И. Введенский (1925) отнес *A. kaschianum* в синонимы к *A. hymenorrhizum*, не обнаружив указанных Регелем отличительных особенностей описанного им вида. Позднее во «Флоре СССР» (т. IV, 1935) Введенский привел *A. kaschianum* и *A. hymenorrhizum* как самостоятельные виды, но уже на основании других признаков:

	A. hymenorrhizum	*A. kaschianum*
Листья	Короче стебля	Короче или длиннее стебля
Цветоножки	В 1.5—2 (3) раза длиннее околоцветника	В 1.5 раза короче или равны околоцветнику
Листочки околоцветника	Розовые с мало заметной жилкой	Бледно-розовато-сиреневые с более темной сильной жилкой

Знакомство с гербарным материалом, хранящемся в Ботаническом институте АН СССР, показало, что из приведенных различий реальной является разная длина цветоножек, которая коррелирует с размерами всего растения и определяет его габитус. Различие между типовыми образцами *A. hymenorrhizum* (115 см выс.) и *A. kaschianum* (23 см выс.) определяется именно размерами. В гербарии же, включающем сборы с территории всего ареала *A. hymenorrhizum* (в отличие *A. kaschainum*), наиболее обычны растения средних размеров (40—80 см выс.), крайние формы редки и географически не обособлены; поэтому отнесение одних экземпляров к *A. hymenorrhizum*, а других к *A. kaschianum* (например из Алма-атинской обл. Кегенского района) ничем не обосновано.

Для цитологического исследования мы имели материал из следующих пунктов:

1. Северные склоны хребта Заилийского Алатау, Алма-атинская обл., Каскеленский р-н, сел. Уч-Конур, № 262, 15 VIII 1972. Р. О. Закирова.

2. Восточные отроги хребта Терскей-Алатау, окр. сел. Нарынкол. № 323, 8 VII 1973 Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

Образцы отличались по размерам: из сел. Уч-Конур — крупные, 90 см выс., с толстым стеблем и соответственно более крупными частями растения; в ряду изменчивости *A. hymenorrhizum* они должны быть отнесены к формам, превышающим средние размеры, особенно из-за толстого стебля. Растения из Нарынкола меньших размеров, 67 см выс., с тонким стеблем и соответственно более мелкими частями растения, это типичные средние экземпляры *A. hymenorrhizum*.

Растения из Нарынкола имеют 2n=16. В наборе 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом длиной от 9.0 до 5.8 мкм и одна пара акроцентрических спутничных хромосом. Спутничная (VIII по величине) пара (около 5.0 мкм) имеет отношение плеч 3.5. На ее коротком плече прикреплен довольно крупный спутник, в среднем такой же, как и само короткое плечо хромосомы (рис. 2, *2*; рис. 3, *3*). Растение из Уч-Конура оказалось тетраплоидным (2n=4x=32). Тетраплоидный набор состоит из метацентрических и субметацентрических хромосом; длина хромосом от 7.5 до 3.7 мкм. Спутничные хромосомы такого же типа, что и у диплоида (рис. 2, *1*).

Из полученных кариологических данных можно сделать вывод, что *A. hymenorrhizum* и *A. kaschianum* являются тетраплоидной и диплоидной расами одного вида.

***A. kokanicum* Regel.** Среднеазиатский эндемичный вид.

Материал из следующих пунктов: северные склоны Заилийского Алатау, Большое Алма-атинское озеро, на каменистых местах, № 319, 28 VI 1973. Л. И. Вахтина, Л. Г. Кудряшова.

2n=16. В наборе 7 пар метацентрических и одна пара акроцентрических спутничных хромосом (рис. 2, *3*; рис. 3, *5*). Хромосомы образуют постепенно убывающий ряд от 8.0 до 6.0 мкм. Спутничная хромосома является резко акроцентрической (отношение плеч 7.5). Величина спутника такая же, как короткое плечо хромосомы.

***A. petraeum* Kar et Kir.** Среднеазиатский эндемичный вид, обитающий в предгорьях и нижнем поясе гор.

Место сбора материала: восточные отроги хр. Терскей-Алатау, окр. пос. Нарынкол, каменистые склоны к юго-западу от поселка, № 311, 6 VII 1973. Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.

2n=16. Хромосомы набора метацентрические или субметацентрические, длиной от 5.2 до 3.7 мкм. Имеется одна пара спутничных акроцентрических хромосом, длина которых около 4 мкм. Спутник мал, точечного типа, прикреплен к короткому плечу хромосомы (рис. 2, *5*; рис. 3, *1*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По длине хромосом изученные нами виды различаются в тех пределах, которые были указаны ранее для хромосом этого рода (Levan, 1932; Вахтина, 1965а, и др.). Самые длинные хромосомы *A. flavescens* и *A. platyspathum* достигают 11.5 и 10.7 мкм соответственно, тогда как самые длинные хромосомы *A. petraeum* — 5.2 мкм, т. е. они различаются по длине более чем в два раза. Такие же различия имеются и между самыми малыми хромосомами у этих видов. По длине хромосомы наборов у всех изученных видов составляют постепенно убывающий ряд с небольшим различием между самой длинной и самой короткой хромосомой (2—3, иногда 4 мкм), как это уже описано для видов *Allium*.

В кариотипах диплоидных видов, как правило, имеется одна пара спутничных хромосом. У *A. pallasii* мы нашли 2 пары спутничных хромосом, что согласуется с ранее полученными данными (Закирова, Вахтина, 1974). *A. caesium* и *A. coeruleum* также имеют по 2 пары спутничных хромосом в диплоидном наборе. 2 пары спутничных хромосом отмечены нами и для тетраплоидного набора *A. caesium*.

Все изученные нами виды, отнесенные к двум подродам *Allium* и *Rhizirideum*, принадлежат к наиболее обширной группе луков с основным числом x=8. В основном это диплоиды, хотя *A. caesium* и *A. hymenorrhizum* представлены как диплоидными, так и тетраплоидными популяциями.

Кариотипы *A. platyspathum*, *A. flavescens* и *A. coeruleum* изучены нами впервые. В литературе имеются только сведения о числе хромосом 2n=16 (Němec, 1931) и 2n=32 (Levan, 1931) для *A. coeruleum* и 2n=16 для *A. flavescens* (Levan, 1931).

Наши данные о диплоидном наборе *A. hymenorrhizum* совпадают с материалами Левана (Levan, 1932) и одним из авторов статьи (Вахтина, 1965б), тогда как тетраплоидный набор у этого вида обнаружен нами впервые.

Наши сведения о кариотипах *A. petraeum* и *A. kokanicum* в основном соответствуют более раннему описанию (Вахтина, 1965б).

Нами подтвержден кариологический полиморфизм *A. pallasii*. В кариотипах растений из разных популяций наблюдается изменчивость спутничных хромосом, однако она не выходит за пределы изменчивости вида.

Кариологические данные по видам *A. caesium*, *A. coeruleum* и *A. litvinovii* подтверждают их видовую самостоятельность.

ЛИТЕРАТУРА

Вахтина Л. И. (1965а). Сравнительно-кариологическое исследование рода *Allium* L. Автореф. канд. дисс. Л. — Вахтина Л. И. (1965б). Сравнительно-кариологическое исследование некоторых видов лука секции *Rhiziridium* Don. Бот. ж., 50, 3. — Вахтина Л. И. (1971). Сравнительно-кариологическое исследование видов *Allium* секции *Cepa* Prokh., *Haplostemon* Boiss. и *Allium*. Бот. ж., 56, 8. — Введенский А. И. (1925). *Allium hymenorrhizum* Ldb. Herb. Fl. As. Med., 3, № 58. — Введенский А. И. (1928). *Allium pallasii* Murr. Herb. Fl. As. Med., 14, № 337. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. Флора СССР, IV. — Введенский А. И. (1941). Род *Allium* L. Флора Узбекистана, I. — Введенский А. И. (1963). Род *Allium* L. Флора Таджикской ССР. II. — Введенский А. И. (1971). Род *Allium* L. Определитель растений Средней Азии. — Закирова Р. О., Л. И. Вахтина. (1974). Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов лука секций *Codonoprasum* (Reichb.) Endl. и *Allium*. В кн.: Функциональная морфология, генетика и биохимия клетки. Л. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Кащенко Л. И., Е. В. Никитина. (1961). Род *Allium* Флора Киргизской ССР, III. — Павлов Н. В., П. П. Поляков. (1958). Род *Allium* L. Флора Казахстана, II. — Поляков П. П. (1950). Критические замечания по поводу некоторых казахстанских видов рода *Allium*. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, 12. — Цаголова В. Г. (1969). Род *Allium* L. Иллюстрированный определитель растений Казахстана, 1. — Чешмеджиев Ил. (1969). Кариологични изследования на няколко вида лук (род *Allium* L.) от българската флора. Българска акад. наук. Инст. бот. Втора нац. конф. бот. — Чешмеджиев И. В. (1971). Цитосистематическое исследование некоторых видов из родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. Бот. ж., 56, 11. — Bothmer R. (1970). Cytological studies in *Allium* L. Chromosome numbers and morphology in *Allium* sect. *Allium* from Greece. Bot. notiser., 123, 4. — Eid S. E. (1963). Cytological studies in section *Molium* of the genus *Allium*. Genetics today. Proceed. XI Intern. Congr. Genetics, Abstracts, 1. — Kollmann F. (1969). Cytotaxonomic polimorphism in the *Allium erdelii* group. Israel J. bot., 18, 2. — Kollmann F. (1970). Karyotypes of three *Allium* species of the *Erdelii* group. Caryologia, 23, 4. — Kollmann F. (1973). Karyology of some species of *Allium* section *Molium* in Israel. Israel J. bot., 22, 2. — Konvička O. (1972). Cytotaxonomische Studien von vier sterilen Arten der Gattung *Allium*. Biol. plant. Acad. sci. bohemoslovenica, 14, 1. — Levan A. (1931). Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas, 15, 3. — Levan A. (1932). Cytological studies in *Allium*. II. Chromosome morphological contributions. Hereditas, 16, 2. — Němec B. (1931). Über Mixoploidie bei *Allium coeruleum*. Bull. Intern. Acad. Tchèque Sci. Cl. Sci. Mat. et Mèd. (Prague), 32. — Ownbey M., H. Aase. (1956). Cytotaxonomic studies in *Allium*. I. *Allium canadense* alliance. Res. stud. State college Washington, 23, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1976.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 582.594.2 (470.23)

Л. В. Аверьянов

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМ. *ORCHIDACEAE* ДЛЯ ЛЕНИНГРАДСКОЙ И ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

L. V. AVERYANOV. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF *ORCHIDACEAE* FAMILY IN LENINGRAD AND VOLOGDA DISTRICT

Исследованы хромосомные числа у 9 видов из 7 родов сем. *Orchidaceae*, собранных на территории Ленинградской и Вологодской областей. Для двух видов — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó и *D. incarnata* (L.) Soó — найдены новые числа хромосом. Высказаны соображения о предполагаемых путях их возникновения.

Сем. *Orchidaceae*, представленное на территории Ленинградской и Вологодской областей 19 родами и примерно 29 видами (Невский, 1937; Некрасова, 1955; Орлова, 1970; Смольянинова, 1976), кариологически слабо изучено, хотя в пределах Ленинградской области для ряда видов хромосомные числа определены (Соколовская, 1972). В настоящей статье приводятся числа хромосом для 9 видов, относящихся к 7 родам сем. орхидных на территории указанных областей.

Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae*

№ популяции	Местонахождение и местообитание растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Cypripedium calceolus L. (рис. 1, *Б*, *а*; рис. 2, *3*)			
	Ленинградская обл.			
1	Волосовский р-н, окр. дер. Сельцо, смешанный лес, 28 VIII 1974, № 39	1	20	2n=20 (Соколовская, 1972)
2	Гатчинский р-н, окр. ст. Елизаветино, светлый смешанный лес, 1 IX 1974, № 40	1	20	2n=22, 20 (ХЧЦР, 1969) *
	Вологодская обл.			
3	Бабаевский р-н, окр. дер. Заельники, старый смешанный лес. Комплекс *Daphne mezereum* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Hepatica nobilis* Mill. и др., местами *Sphagnum*, 7 VIII 1974, № 20	1	20	
	Dactylorhiza incarnata (L.) Soó (рис. 1, *Б*, *б*; рис. 2, *5*, *6*)			
	Вологодская обл.			
1	Бабаевский р-н, около 2 км выше по р. Чужбойке от дер. Борисово-Судское, осоково-хвощевое болото, ключи, выходы известняков, 11 VIII 1974, №№ 16, 17	2	40	2n=20, 40 (ХЧЦР, 1969)
2	Окр. дер. Колпино, злаково-хвощевое болото, 8 VIII 1974, 18 VIII 1975, №№ 5, 42—51	10 1	40 60	
	Dactylorhiza maculata (L.) Soó s. l.** (рис. 1, *А*, *а*; рис. 2, *7*, *8*, *9*)			
	Вологодская обл.			
1	Бабаевский р-н, окр. дер. Заельники, старый смешанный лес, комплекс *Daphne mezereum*, *Aconitum septentrionale*, *Hepatica nobilis* и др., местами *Sphagnum*, 7 VIII 1974, № 3	1	40	2n=40, 80 (Соколовская, 1972) 2n=20, 40, 80, 100, 120 (ХЧЦР, 1969)
2	Окр. дер. Островская, сильно заболоченный осоковый старый смешанный лес, 16 VIII 1974, №№ 29—34	2 2 2	40 60 80	
3	Дорога от дер. Борисово-Судское к дер. Курьяново, заболоченная опушка леса в пойме Курьяновского ручья, 15 VIII 1974, №№ 22, 23	2	80	
4	Окр. дер. Плоское, верховое болото, 17 VIII 1975, № 39	1	80	
5	Устюженский р-н, около 22 км Ю-В г. Устюжины, опушка сырого смешанного леса, фрагменты *Sphagnum*, 1 VIII 1975, № 21	1	40	
6	Заболоченный смешанный лес в 5 км выше г. Устюжны по р. Мологе, фрагменты *Sphagnum*, 4 VIII 1975, №№ 23—31	5 4	40 80	
7	Среднее течение р. Чагодощи, мелколесье, ключевое зеленомошное болото, 10 VIII 1975, №№ 36, 37	2	80	

* Ссылка на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) дается в сокращении: ХЧЦР (1969).

** *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó понимается нами широко — в объеме вида *Orchis maculata* L.

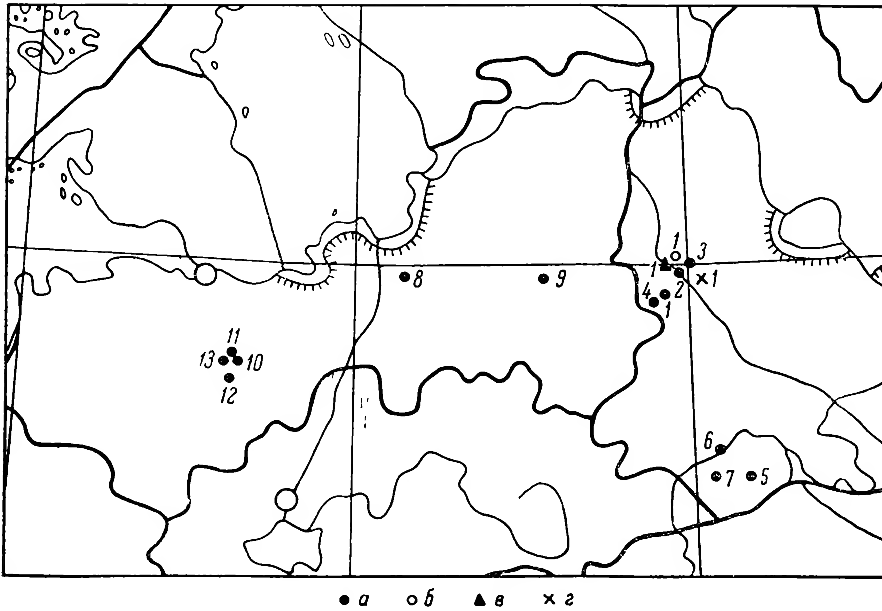
№ популяции	Местонахождение и местообитание растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
	Ленинградская обл.			
8	Ново-Ладожский р-н, около 25 км Ю-В пос. Новая Ладога, облесенное сфагновое болото, 24 VIII 1975, №№ 52—54	3	80	
9	Тихвинский р-н, окр. пос. Шугозеро, облесенное сфагновое болото, 25 VIII 1975, № 58	1	80	
10	Тосненский р-н, вдоль р. Сердце, западнее железной дороги, разнотравный луг, фрагменты *Sphagnum*, 18 VII 1975, №№ 9—12 (цветки у образца № 10 — белоснежные)	1 3	40 80	
11	Окр. пос. Лисино-Корпус, заболоченная опушка леса, фрагменты *Sphagnum*, *Succisa pratensis* Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Juncus conglomeratus* L., *Rhinanthus minor* L., 17 VII 1975, № 1—4	4	80	
12	В 3—4 км южнее по железной дороге от ст. Лустовка, старый еловый лес черничник-зеленомошник, 18 VII 1975, № 5, (цветки почти белые)	1	80	
13	В 2 км от пос. Лисино-Корпус на юг, опушка старого леса, сырой луг, фрагменты *Sphagnum*, 23 VII 1975, №№ 14—16 (цветки бледно-розовые)	3	80	
	Epipactis helleborine (L.) Crantz (=*E. latifolia* (L.) All.) (рис. 1, *Б*, *в*; рис. 2, *1*)			
	Вологодская обл.			
1	Бабаевский р-н, окр. дер. Заельники, старый смешанный лес, комплекс *Daphne mezereum*, *Aconitum septentrionale*, *Hepatica nobilis* и др., местами *Sphagnum*, 7 VIII 1974, № 1	1	40	2n=20, 38, 40 (ХЧЦР, 1969)
2	Выше по р. Чужбойке в 2 км от дер. Борисово-Судское, сухие кочки по окраине осоково-хвощевого болота, известняки, выходы ключей, 11 VIII 1974. № 8	1	40	
3	Выше по р. Суде в 3 км от дер. Борисово-Судское, отмель, заросшая *Urtica dioica* L., *Thalictrum aquilegifolium* L., *Salix viminalis* L., 12 VIII 1974, № 19	1	40	
	Epipactis palustris (L.) Crantz (рис. 1, *А*, *б*)			
	Вологодская обл.			
1	Бабаевский р-н, выше по р. Чужбойке от дер. Борисово-Судское, ключевое осоково-хвощевое болото, выходы известняков, 11 VIII 1974 № 9	1	40	2n=24, 40 (ХЧЦР, 1969)
	Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. (рис. 1, *Б*, *г*)			
	Ленинградская обл.			
1	Гатчинский р-н, окр. ст. Елизаветино, суходольная лесная поляна, 1 IX 1974, № 41	1	40	2n=40 (Соколовская, 1972)

№ популяции	Местонахождение и местообитание растений, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n	Литературные данные
2	Тосненский р-н, окр. пос. Лисино-Корпус, пойменный луг р. Лустовки, 20 VII 1975, № 13	1	40	2n=20, 40, 80 (ХЧЦР, 1969)
	Вологодская обл.			
3	Бабаевский р-н, выше 2 км по р. Чужбойке от дер. Борисово-Судское, ключевое осоково-хвощевое болото, известняки, 11 VIII 1974, № 11	1	40	
4	Окр. дер. Новая Старина, заболоченная опушка ольхово-березового мелколесья, 12 VIII 1974, № 20	1	40	
5	Дорога от дер. Борисово-Судское к дер. Курьяново, заболоченная опушка в пойме Курьяновского ручья, 10 VIII 1974, № 24	1	40	
	Listera ovata (L.) R. Br. (рис. 1, *А*, *в*; рис. 2, *4*)			
	Вологодская обл.			
	Бабаевский р-н, окр. дер. Борисово-Судское, выше по р. Чужбойке, известковые обнажения, выходы ключей, ольхово-березовое мелколесье, 10 VIII 1974, №№ 7, 10	2	34	2n=36—38 (Соколовская, 1972) 2n=32, 34 36, 38, 40, 42, (ХЧЦР, 1969)
	Neottia nidus-avis (L.) L. C. Rich. (рис. 1, *А*, *г*; рис. 2, *2*)			
	Вологодская обл.			
1	Бабаевский р-н, пойма р. Шидомици при впадении ее в р. Суду, молодой сырой смешанный лес, 13 VIII 1974, № 21	1	36	2n=36 (ХЧЦР, 1969)
	Platanthera bifolia (L.) L. C. Rich. (рис. 1, *Б*, *д*)			
	Вологодская обл.			
1	Бабаевский р-н, окр. дер. Островская, сильно заболоченный осоково-сфагновый старый смешанный лес, 16 VIII 1974, № 28	1	42	2n=42 (ХЧЦР, 1969)
2	Окр. пос. Борисово-Судское, молодые лесопосадки, суходольная опушка, 23 VIII 1974, № 37	1	42	

Материал для кариологического исследования был собран нами в 1974—1975 гг. в Вологодской (Бабаевский, Устюженский р-ны) и в Ленинградской (Тосненский, Ново-Ладожский, Тихвинский и др. р-ны) областях. Фиксация корней производилась в природных условиях смесью Навашина. В дальнейшем обработка велась по общепринятой цитологической методике. Срезы толщиной 10—14 мкм окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Подсчет соматических чисел хромосом производился в меристематических клетках корней с помощью микроскопа МБР-3.

Ниже приводим таблицу, где сведены данные по числам хромосом с указанием географического местонахождения (рис. 1) и местообитания исследованных растений. Все цитируемые экземпляры растений и соответствующие им препараты хранятся на кафедре Ботаники Ленинградского государственного университета им. Жданова.

А



Б

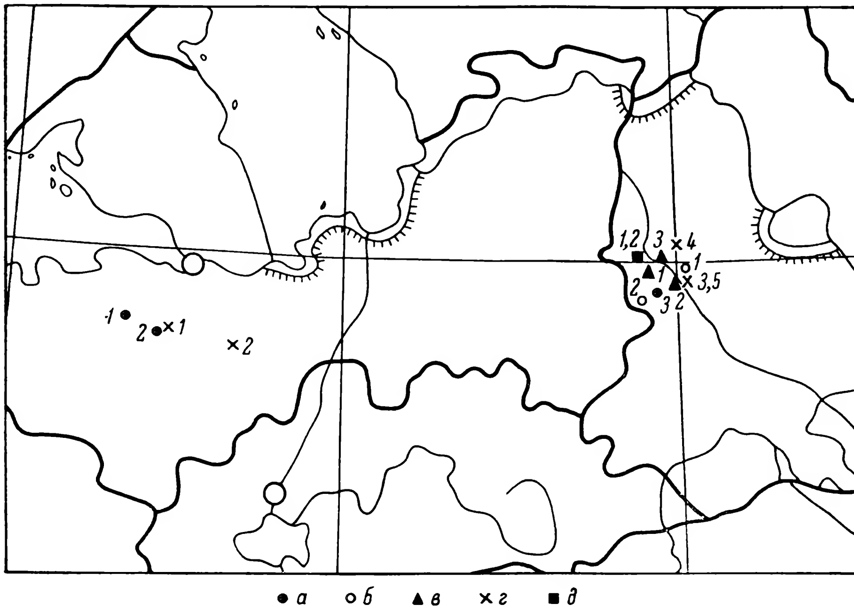


Рис. 1. Местонахождения изученных популяций на территории Ленинградской и Вологодской областей.

А: *а* — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (*1—13* — номера популяций), *б* — *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *в* — *Listera ovata* (L.) R. Br., *г* — *Neottia nidus-avis* (L.) L. C. Rich.
Б: *а* — *Cypripedium calceolus* L., *б* — *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *в* — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *г* — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *д* — *Platanthera bifolia* (L.) L. C. Rich.

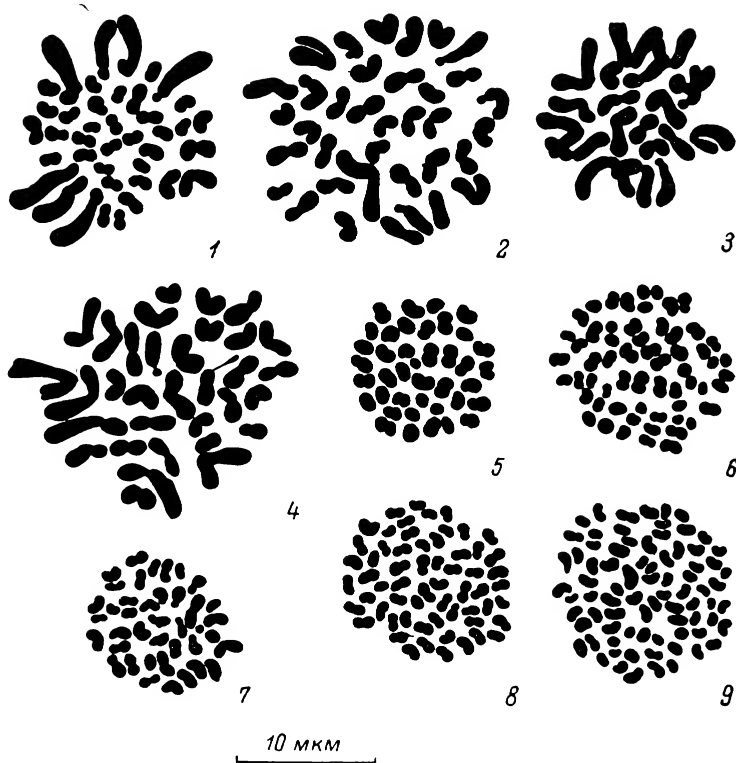


Рис. 2. Метафазные пластинки (2n) в меристеме корня представителей сем. *Orchidaceae*.

1 — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (2n=40); *2* — *Neottia nidus-avis* (L.) L. C. Rich. (2n=36); *3* — *Cypripedium calceolus* L. (2n=20); *4* — *Listera ovata* (L.) R. Br. (2n=34); *5*, *6* — *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (2n=40, 60); *7*, *8*, *9* — *D. maculata* (L.) Soó (2n=40, 60, 80).

Новое число хромосом обнаружено нами у *Dactylorhiza maculata* — 2n=60. Еще Вермейлен (Vermeulen, 1938) указывал на возможность образования растений с такими числами путем гибридизации 40- и 80-хромосомных форм этого вида. К этому выводу он пришел на основании изучения гибридов *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (40-хромосомная форма *D. maculata*) с родственными тетраплоидными видами. Этот автор высказал также предположение, что в пределах *D. maculata* должны существовать формы с числами 2n=40, 60, 80 и полиморфизм вида в значительной степени связан с наличием разных уровней плоидности внутри таксона. С другой стороны, триплоиды, вероятно, могут возникать посредством полиспермии на базе диплоидов (2n=40). Это было доказано Хагерупом на эмбриологическом материале (Hagerup, 1944). Вполне допустимо, что в природе формы с 2n=60 возникают как путем гибридизации, так и вследствие полиспермии.

Для *Dactylorhiza incarnata* в литературе известно число хромосом только 2n=40. В нашем материале определено другое число — 2n=60. Появление этой формы, по-видимому, можно объяснить именно результатом полиспермии, так как растения с 2n=40 и 60 морфологически почти идентичны, а отсутствие в исследуемой популяции родственных тетраплоидных видов исключает возможность гибридогенного происхождения триплоидных форм.

По результатам исследования видно, что слабо полиморфные виды — *Cypripedium calceolus*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia nidus-avis* — не обнаруживают каких-либо отклонений от чисел хромосом, приводимых в литературе.

У кариологически изменчивого вида *Listera ovata* в сборах из Вологодской области найдено 2n=34 в отличие от данных по Ленинградской области — 2n=36—38 (Соколовская, 1972).

ЛИТЕРАТУРА

Н е в с к и й С. А. (1937). Сем. *Orchidaceae* — ятрышниковые. Флора СССР, IV. — Н е к р а с о в а В. Л. (1955). Сем. Орхидных (Ятрышниковые) — *Orchidaceae*. Флора Ленинградской области, 1. — О р л о в а Н. И. (1970). Сем. *Orchidaceae* — ятрышниковые. Конспект Псковской флоры. — С м о л ь я н и н о в а Л. А. (1976). Сем. *Orchidaceae* — ятрышниковые. Флора европейской части СССР, 2. — С о к о л о в с к а я А. П. (1972). Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 21. — H a g e r u p O. (1944). On fertilization, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. s. l. Dansk. Bot. Arkiv, 11, 5.— V e r m e u l e n P. (1938). Chromosome in *Orchis*. Chronica Bot., 4.

Ленинградский государственный университет.

Получено 1 VI 1976.

УДК 561 : 581.331.2 : 582.664.1 (470.315)

В. В. Украинцева

ПЫЛЬЦА *CISTUS TAURICUS* PRESL (*CISTACEAE*) ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ОДИНЦОВСКОГО МЕЖЛЕДНИКОВЬЯ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

V. V. U K R A I N T S E V A. POLLEN OF *CISTUS TAURICUS* PRESL (*CISTACEAE*) FROM THE ODINTSOVSK DEPOSITS OF INTERGLACIAL PERIOD IN IVANOVO DISTRICT

Ископаемые остатки представителей сем. *Cistaceae* были впервые найдены в начале XX в. в среднеолигоценовых отложениях Пруссии; в янтароносных песках Земланда были обнаружены плоды, которые Конвенц описал как *Cistinocarpum roemeri* Conv. Кроме того, по отпечаткам листьев из олигоценовых отложений у Франкфурта Людвиг определил *Cistus* и описал два вида: *Cistus beckerianus* Ludv. и *C. lanceolatus* Ludv. В тех же отложениях к северу от Монтбауэра в копях Дернбаха (Dernbach) были найдены плоды, которые тот же автор описал как *Cistus rostratus* Ludv. (Палибин, 1909).

Сведения об ископаемых находках пыльцы *Cistus* ограничиваются данными, приведенными Шафером (Szafer, 1961). В пыльцевой диаграмме, помещенной в его работе, отмечено наличие пыльцы *Cistus* sp. в разрезе Старых Гливиц буглавских слоев среднего миоцена в Верхней Силезии (Польша).

При изучении флоры одинцовского межледниковья у дер. Бибирово Ивановской области (см. рисунок) Л. В. Калугина (1969) обнаружила в слоях, относящихся к фазе климатического оптимума, несколько пыльцевых зерен более или менее хорошей сохранности и передала их нам для определения. Оказалось, что пыльца относится к роду *Cistus*. Об этом свидетельствует характер апертур и прежде всего крупные поперечно-вытянутые оры, характерные для пыльцы представителей этого рода. Ископаемые пыльцевые зерна сравнивались нами с пыльцой 13 современных видов *Cistus*; по своим морфологическим признакам они оказались очень сходными с пыльцой *Cistus tauricus* Presl, произрастающего в Крыму большей частью в виде подлеска в районе от Фороса до Алушты и занимающего узкую прибрежную зону до 300 м над ур. м.

В общем составе палинологического спектра, по данным Л. В. Калу гиной, преобладает пыльца древесных пород (64—88%); пыльца травянистых растений составляет 2—7%; на долю спор приходится 12—32%.

Среди пыльцы древесных пород доминирует пыльца широколиственных растений (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*). В наибольшем количестве представлена пыльца *Quercus* — *Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*. Пыльца *Ulmus* составляет 30% (*U. campestris*, *U. laevis*, *U. scabra*). Участие пыльцы



Место находки пыльцы *Cistus tauricus* Presl.

Tilia несколько меньше — 8—19% (*T. cordata* и *T. plathyphyllos*). Спорадически отмечен *Carpinus betulus*. Мелколиственные породы представлены пыльцой березы (10—40% — *Betula verrucosa*, *B. pubescens*). Пыльца ольхи (*Alnus incana* и *A. glutinosa*) составляет 18—42%. Хвойные отмечены в незначительном количестве и представлены *Picea* cf. *excelsa* (1—8%) и *Pinus sylvestris* (от 7 до 28%). Травянистые и кустарниковые растения представлены пыльцой *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Artemisia*. Среди споровых преобладают *Bryales* (35—100%).

Спорово-пыльцевые спектры свидетельствуют о распространении широколиственных лесов, состоящих из дуба как доминирующей породы со значительным участием вяза и примесью липы. В подлеске небольшая доля приходилась на орешник и, видимо, на ладанник.

Таким образом, состав флоры и растительности свидетельствует о более теплом и сухом климате в период накопления изученных осадков, чем современный климат в районе исследования.

Cistus tauricus Presl, *fossil*

Таблица I, *1—3* (см. вклейку)

Оригинал. Палинологическая лаборатория ГЭНИИ ЛГУ. Препарат 49. Ивановская область. Скв. 19 у дер. Биберово, глубина 48.7 м.

Описание. Пыльцевое зерно трехбороздно-оровое, продолговато-сфероидальное, в очертании с экватора эллиптическое, с полюса — округло-треугольное. Полярная ось (P) 37.4 мкм, экваториальный диаметр (E) 30.7 мкм, P/E=1.21. Борозды узкие, но длинные. Апокольпиум 10.0 мкм. Ора крупная, овальная, вытянутая, размером 7.6×4.4 мкм. Экзина около 2.0 мкм; скульптура сетчатая, средних размеров. Цвет серовато-желтый.

Сравнение. Найденное ископаемое пыльцевое зерно по совокупности морфологических признаков может быть идентифицировано с пыльцой современного вида *Cistus tauricus* Presl из подрода *Erythrocistus* (секция *Erythrocistus*). С пыльцой *C. tauricus* его сближает прежде всего строение апертур, а также форма и размеры самого пыльцевого зерна и строение скульптуры (см. таблицу, *1*).

Материал.[1] Одно пыльцевое зерно очень хорошей сохранности.

В межледниковых отложениях одинцовского времени (l, h, IIod), и вообще в четвертичных отложениях Русской равнины, пыльца *Cistus tauricus* найдена впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Калугина Л. В. (1969). Палеоботаническая характеристика четвертичных отложений Ивановской области и ее значение для стратиграфии. Канд. дисс., ЛГУ. — Палибин И. В. (1909). *Cistaceae*. В кн.: Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин, Flora caucasica critica, III, 9. — Szafer W. (1961). Miocenska flora ze Starych Gliwic na Slasku. Inst. geol. prace, 33.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 X 1976.

[1] В общей сложности отмечено 6 пыльцевых зерен, но все они худшей сохранности (несколько деформированы, уплощены и т. д.); поэтому необходимые для определения измерения произведены на очень хорошо сохранившемся пыльцевом зерне, найденном в образце с глубины 48.7 м.

УДК 581.9 674.032.475.552 (571.66)

А. Т. Науменко

О НОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ ЕЛИ АЯНСКОЙ *PICEA AJANENSIS* FISCH. EX CARR. НА КАМЧАТКЕ

A. T. NAUMENKO. ON THE NEW LOCATION OF SPRUCE *PICEA AJANENSIS* FISCH. EX CARR. IN KAMCHATKA

Считалось общепризнанным, что ареал *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. на крайнем Востоке страны заканчивается совершенно изолированным, оторванным от основной его части участком центральной Камчатской депрессии в центральной части долины р. Камчатки (Комаров, 1950; Воробьев и др., 1966; Розенберг, 1967; Леса Дальнего Востока, 1969; Шиманюк, 1974).

Из бесед с работниками экспедиций — геологами, вулканологами, топографами — мы узнали, что на территории Кроноцкого государственного заповедника, в верховьях р. Лиственничной, вблизи оз. Кроноцкого вместе с лиственницей произрастает ель, но встречается она крайне редко и видовая принадлежность ее оставалась не определенной до последнего времени.

Летом 1974 г. мы попытались найти ель в указанном районе. Малодоступный, удаленный более чем на 200 км от ближайшего населенного пункта участок заповедника оказался труднопроходимым в летнее время из-за обилия в этом регионе кедрово- и ольховостланиковых зарослей, изрезанности территории с хорошо выраженным горным рельефом, заболоченности поймы р. Лиственничной и пышного высокотравья. На маршрутах протяженностью более 50 км было обнаружено единственное отмирающее дерево ели аянской. Оно находилось в 18 км от устья р. Лиственничной, в верховьях ручья Ветвистого, на границе участка лиственничника кустарниково-разнотравного с примесью березы *Betula platyphylla* Sukacz.; к этому участку примыкает лиственничная тундра. Возраст дерева — 45 лет, высота — 46 см, диаметр у корневой шейки — 38 мм. Крона начинается у самого основания, нижние сучья удлиненные, вершина сухая. В живых нижних ветвях до 50% пожелтевшей хвои.

Таким образом, факт наличия ели аянской на восточном побережье Камчатки был подтвержден. Оставалось установить, насколько широко распространена ель, каковы ее запасы и не является ли нахождение единичных деревьев результатом случайного заноса из зоны Камчатской депрессии. Необходимо было также достоверно определить вид. С этой целью зимой в декабре 1974, в декабре и январе 1975 г. были предприняты повторные обследования в бассейне озера Кроноцкого вдоль рек Лиственничной, Северной, Перевальной, Унаны и Узона. Маршруты были выполнены по веерно-кольцевому принципу со связующими пунктами: избушка на р. Лиственничной в 6 км от устья; палатка гидрологов в приустьевой части междуречья Узона и Унаны. Всего пройдено свыше 250 км, из них 60 км по пойменной, остальные — по нагорной части левого берега р. Лиственничной, по водоразделу Узона и Унаны и по левому берегу р. Унаны (рис. 1). Обследованием были охвачены лиственничники кустарниково-разнотравные с примесью березы белой, горные лиственничные лесотундры, лиственничники с кедровым стлаником, лиственничники голубичные и багульниковые. В основном это изреженные перестойные древостои, малопроизводительные, V класса бонитета, со слабой восстановительной способностью. Полнота их редко достигает 0.6 и лишь на незначительных площадях; преобладают редины и насаждения с полнотой 0.3—0.4. Возрастная дифференциация деревьев слабо выражена, только на участке левобережья р. Унаны местами удается обнаружить разновозрастные куртины.

В пределах обследованной территории обнаружено 9 местонахождений ели аянской, описано 10 модельных деревьев, спилено и детально про-

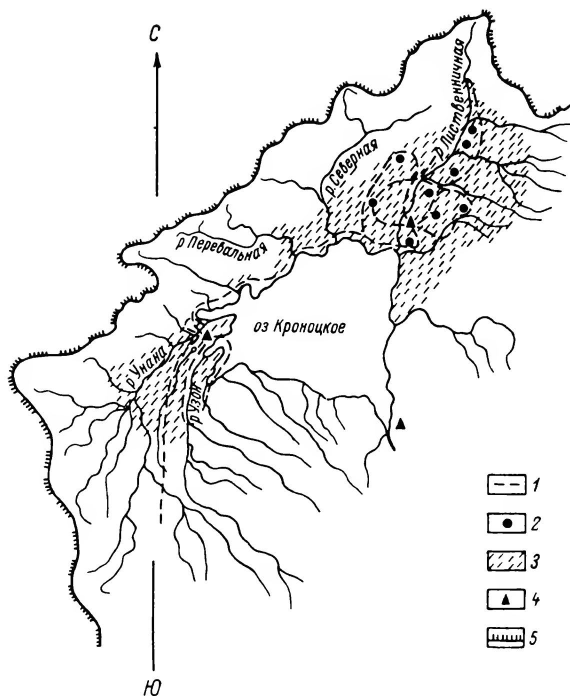


Рис. 1. Местонахождение *Picea ajanensis*.

1 — маршруты, *2* — местонахождение *Picea ajanensis*, *3* — насаждение *Larix kurilensis*, *4* — лесные избушки, *5* — граница заповедника.

анализировано (с разделкой на метровые отрезки) одно модельное дерево, собраны и проанализированы 100 шишек, морфометрически обработаны 100 хвоинок.

Установлено, что ель, найденная на восточном побережье Камчатки, относится к виду *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr.

Хвоя ели плоская с острой верхушкой, 12—19 мм дл., 1.5—2.1 мм шир., с хорошо развитым килем в нижней и верхней плоскостях. Шишки яйцевидные, мелкие, 1.8—4.7 см дл., 12—29 мм в диам. Семена мелкие, 2.0—2.5 мм дл. с крылатками — 6.4—8.3 мм дл., 4.0—7.4 мм шир. Крылышки в центре прозрачные с коричневой окантовкой по краю у зрелой шишки.

Деревья ели аянской на восточном побережье Камчатки низкорослые, многовершинные или с вторичной вершиной. Максимальная высота дерева в возрасте 180 лет 17 м, диаметр — 42 см. Возраст найденных деревьев 45—180 лет, возраст единичного подроста ели — 20 лет. Крона коническая или цилиндрическая, начинается от основания. В ней зачастую просматриваются изреженные участки — признак снеголома вершины в прошлые годы (рис. 2). Кора ели темно-серая чешуйчато-трещиноватая с глубиной трещин у корневой шейки 4—11 мм и шириной борозд 1.8—4.9 см. Трещиноватость коры просматривается четко до высоты 6—8 м, далее бороздки сглаживаются, кора светлеет и у вершины представляет собой слегка волнистую гладкую поверхность.

В 1974 г. ели плодоносили обильно, в 1975 г. — слабо; качество семян очень низкое. Анализ семян урожая 1974 г. показал, что полнозернистость их не превышает 7%.

Местообитания ели — водораздельные увалы на высоте 400—600 м над ур. м., прибрежные склоны р. Лиственничной, первая сухая приречная терраса в среднем течении р. Лиственничной и, наконец, приречные тундры, где ель формирует низкорослую кустистую форму высотой не более 3—5 м.

По характеру роста ель из района Кроноцкого озера мало отличается от ели из долины р. Камчатки (рис. 3), хотя той равномерности прироста, какую отмечают Г. Ф. Стариков и П. Н. Дьяконов (1952), мы не обнаружили. Текущий прирост по диаметру в первые два десятилетия в 1.5—2.0 раза ниже среднего, следующие 5—6 десятилетий — в период оптимального роста — он достигает 2—3 мм, затем постепенно уменьшается и в возрасте свыше 100 лет равен 0.2—0.7 мм. Рост дерева в высоту подвержен резким колебаниям, что, по-видимому, обусловлено повреждением вершин внешними факторами.

Лучшими по условиям обитания ели на восточном побережье полуострова можно считать первую приречную террасу и прибрежные склоны,



Рис. 2. *Picea ajanensis* на первой приречной террасе р. Лиственничной.

где отмечены более частая ее встречаемость, хорошее состояние деревьев и наличие естественного возобновления под пологом древостоя.

Лесопатологическое состояние ели удовлетворительное. Несмотря на наличие в окружающих древостоях значительного количества малого хвойного усача Monochamus sutor L., деревья ели в основном здоровые или условно здоровые (без видимых признаков поражения). Часты механические повреждения — охлестывание, задиры когтями медведей и др. В таблице дана общая характеристика деревьев по выборке из 10 экземпляров. Эти данные свидетельствуют о значительной вариабельности

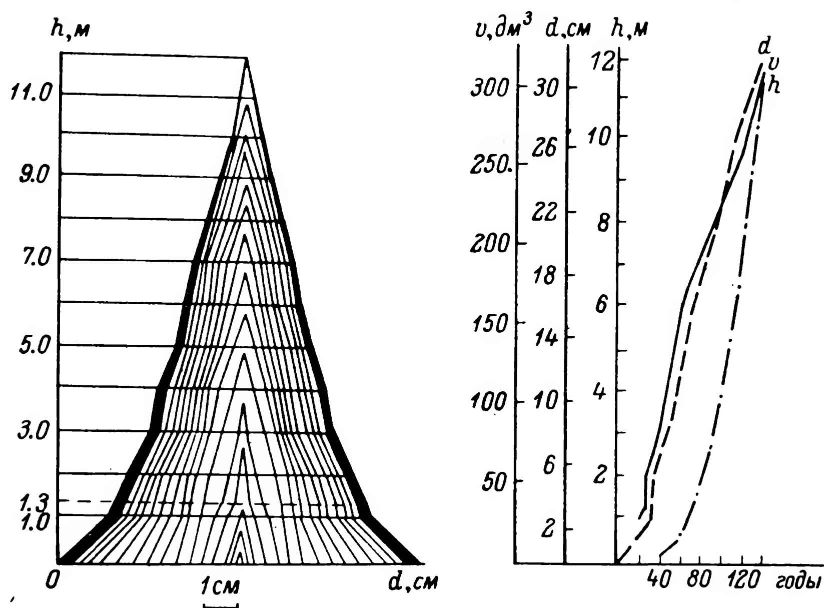


Рис. 3. Ход роста *Picea ajanensis* в районе Кроноцкого озера.

Модельное дерево А: возраст 143 года, h — 11.8, d — 18 см.

На осях ординат — объем (дм³), диаметр (см), высота (м); *по оси абсцисс* — возраст (годы).

Характеристика *Picea ajanensis* на Камчатке на восточном пределе ареала

Номер модели	Диаметр на высоте груди, см	Высота h, м	Возраст, годы	Состояние дерева	Степень плодоношения 1974 г.	Степень плодоношения 1975 г.	Место произрастания дерева	Характер размещения деревьев
1	14.0	4.0	110	Сильно ослабленное	0.0	0.0	Приустьевая пойма р. Лиственничной	В группе отмирающих низкорослых елочек
2	42.0	12.0	250	Отмирающее	0.0	0.0	Водораздельный хребет р. Лиственничной	Группа из трех деревьев с удалением 150—200 м друг от друга.
3	16.8	6.7	130	Условно здоровое	0.0	0.0	На третьем от русла р. Лиственничной водораздельном увале	Одиночное, в 60 м от аналогичной модели
4	32.0	17.0	170	Здоровое	3.0	0.0	Первый от русла р. Лиственничной по ее левому берегу водораздельный увал	Одиночное среди изреженного лиственничного массива с единичными березой белой и кедровым стлаником
5	18.0	11.8	145	»	4.0	0.0	То же	То же
6	26.0	14.0	160	Здоровое	3.0	0.0	Приречной склон после первой террасы (ближе к подошве)	Группа из трех деревьев под пологом лиственничника кустарниково-разнотравного
7	8	4.5	60	»	0.0	0.0	То же	Одиночное, в лиственничнике кустарниково-разнотравном
8	18	12.4	90	»	3.0	0.0	Первая приречная терраса	То же
9	12	3.0	110	Сильно ослабленное	0.0	0.0	Правобережная сырая пойма р. Лиственничной	Одиночное, в редине лиственничника багульникового
10	14	2.8	110	Отмирающее	0.0	0.0	То же	То же

вида в столь ограниченном регионе. Разновозрастность деревьев, широкий охват биотопов хвойного массива, приуроченность к определенной высоте над уровнем моря в соответствии с потребностями вида и, наконец, дисперсия размещения стволов по площади свидетельствуют об аборигенности ели аянской на восточном побережье Камчатки.

Литературные источники подтверждают ее существование в прежние времена в прибрежной зоне восточной Камчатки. Спорово-пыльцевыми анализами установлено наличие ели в доледниковый период в районе р. Чажмы (Палибин, 1934), северо-восточнее современного местонахождения. Таким образом, можно предполагать, что длительный процесс постепенной деградации вида на восточном побережье Камчатки продолжается и в настоящее время, а единичные оставшиеся в составе лиственничников деревья ели свидетельствуют о существовании здесь в прошлом елово-лиственничных лесов.

Структура и состояние лиственничников в бассейне Кроноцкого озера в настоящее время характеризуются всеми признаками деградации: перестойность насаждений, слабое возобновление, высокая фаутность, подверженность снеголому и ветровалу, наличие такого опасного вредителя, как малый хвойный усач. Повсеместно прослеживается тенденция смены хвойного леса лиственным — березами белой и Эрмана. Есть основания утверждать, что процесс выпадения хвойных лесов (за исключением кедровостланиковых массивов) на восточном побережье прогрессирует.

Продолжительность этого процесса зависит не только от естественно-географических условий, но и от степени антропогенного воздействия. Так, участки лиственничного леса, подвергшиеся сплошной рубке в период работы на р. Кроноцкой изыскательной экспедиции Ленгидропроекта, превратились в сильно задернелые прогалины и не восстанавливаются. Сохранение хвойных массивов восточного побережья Камчатки и сбор информации о смене доминантов в этих лесах — вот задачи, которые стоят сейчас перед работниками вновь организованного в 1967 г. Кроноцкого государственного заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Комаров В. Л. (1950). Избр. соч., 6. — Леса Дальнего Востока. (1969). [Коллектив авторов ДАЛЬНИИЛХ, под редакцией А. С. Агеенко]. — Палибин И. В. (1934). Материалы к доледниковой флоре Камчатки. Тр. Нефтян. геологоразвед. инст. Палеобот. сборник. — Розенберг В. А. (1967). Формации еловых и пихтовых лесов советского Дальнего Востока. В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток. — Стариков Г. Ф., П. Н. Дьяконов. (1952). Леса полуострова Камчатки. — Усенко Н. В. (1969). Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. — Шиманюк А. П. (1974). Дендрология.

Кроноцкий государственный заповедник,
Камчатская область.

Получено 1 III 1976.

УДК 632.51 : 581.524.4 : 582.951.4 (470.51)

В. В. Туганаев, В. А. Тычинин

КРАТКИЙ ОЧЕРК СОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАРТОФЕЛЬНЫХ ОГОРОДОВ ЮГА ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ (УДМУРТСКАЯ АССР)

V. V. TUGANAEV, V. A. TYCHININ. BRIEF REVIEW OF RUDERAL VEGETATION OF POTATO GARDENS OF SOUTHERN VYATKA-KAMA AREA (UDMURT A. S. S. R.)

Кратко характеризуется растительный покров огородов средней и северной частей Удмуртской АССР. Основными засорителями являются однолетники с коротким жизненным циклом развития (яровые и зимующие) и интенсивно размножающиеся вегетативным путем многолетники (корнеотпрысковые и глубококорневищные виды). Почвы содержат огромное количество плодов и семян — 410—620 млн и более штук на 1 га. Основной источник засорения огородных почв — навоз. Проведено сравнение растительности огородных и полевых местообитаний.

В отечественной геоботанической литературе из антропогенной растительности, пожалуй, наименьшее внимание уделено огородной, которую, по Л. Г. Раменскому (1938) и В. И. Серпуховой (1947), следует относить к интенсивно-культурным сообществам. Отсутствие работ по огородной растительности связано, по нашему мнению, с двумя основными причинами: 1) наличием, особенно до недавнего времени, широко распространенных и слабо изученных природных сообществ, в связи с чем у геоботаников «не доходили руки» до огородной растительности, занимающей незначительные площади; 2) непризнанием некоторыми учеными (Пачоский, 1921; Алехин, 1928; Вага, 1951, и др.) посевов и посадок культурных растений фитоценотическими явлениями.

Развитие растительности в огородах протекает в весьма своеобразных условиях: 1) огороды подвергаются сильному воздействию человека — почва тщательно обрабатывается, сорняки регулярно пропалываются или

уничтожаются при обработке почвы; 2) огороды по сравнению с другими пахотными угодьями, например полями, хорошо унаваживаются; вместе с навозом поступает значительное количество диаспор сорных растений (Корсмо, 1933; Котт, 1947; Туганаев, 1974, и др.); 3) вследствие незначительных размеров огородов, не превышающих 0.5 га в сельской местности и 0.05 га в городах, важное значение как источник засорения имеют межевые участки; 4) некоторые культуры (картофель) бессменно в течение нескольких десятков лет возделываются на одном и том же месте; 5) огороды, как правило, отгорожены от скота, поэтому роль экзозоохории в диссеминации огородных сорняков сравнительно мала.

Цель нашей работы — кратко охарактеризовать растительность огородов южной части Вятско-Камского края по материалам, собранным в июле 1975 г. на территории северной и средней частей Удмуртской АССР.

Северная часть Удмуртской АССР относится к подзоне средней тайги, средняя часть — к подзоне южной тайги. Ввиду того, что в огородах Удмуртии основной культурой является картофель, мы исследовали посадки этого растения.

Когда появились огородные культуры на территории современной Удмуртии, сказать трудно. Известно лишь, что огородничество у удмуртов стало развиваться позже, чем у русских (Луппов, 1926). Несмотря на то что многие огородные культуры были известны удмуртам еще в первых десятилетиях XIX в. (Луппов, 1911), даже в начале текущего века огородничество было преимущественно распространено среди русского населения (Пашкевич, 1904). Вплоть до конца XIX в. картофель оставался огородным растением (Герасимов, Мирскова, 1970). В настоящее время картофель — обычная культура как на полях, так и в огородах.

Изучение картофельных огородов проведено в Кезском, Завьяловском, Сарапульском, Увинском и Якшур-Бодьинском районах Удмуртской АССР. Ввиду того, что огороды имеют незначительные размеры, для характеристики растительности нами выбраны небольшие пробные квадратные площадки (4 м^2). На каждом огороде закладывались более или менее равномерно 5 пробных площадок: одна — в центре, по две — по обеим сторонам. Травостой каждой площадки описывался по методике М. В. Маркова и Н. М. Куликовой (1964). Мы отмечали внешний вид фитоценоза, ярусность, общее покрытие и у каждого яруса составляли полный список видов высших растений с указанием фенофазы, обилия по Друде, покрытия и принадлежности к тому или иному ярусу. Чтобы получить представление о растительности огорода в целом, данные 5 описаний сводилить в таблицу. С целью более точного учета участия видов в сложении травостоя в пределах каждой пробной площадки закладывали 2 мелкие площадки по 0.1 м^2, на которых травостой срезали на уровне почвы; затем он высушивался в прессе, после чего производили подсчет числа побегов и определяли вес растений по видам. Таким образом, на каждом огороде было заложено по 10 мелких площадок, что в сумме дает площадь, равную 1 м^2 (0.1 м$^2 \times 10$). В каждом огороде металлическим цилиндриком были взяты образцы почвы пахотного слоя 0—22 см. Объем одного образца 100 см^3. Выделение семян из почвы проведено по методике И. Н. Шевелева (1928). Семена определялись по книгам и атласам П. В. Ленькова (1932), В. Н. Доброхотова (1961) и с помощью коллекции семян и плодов сорных растений кафедры ботаники Удмуртского университета.

На изученных огородах (всего 120) зафиксировано произрастание 84 видов сорных растений, из которых лишь 6 видов имеют высокую степень встречаемости — более 50% всех огородов. Это — яровые однолетники *Chenopodium album*,[1] *Stellaria media*, *Polygonum scabrum* и корнеотпрысковые многолетники *Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*, *Convolvulus arvensis*. В 20—50% всех огородов отмечено присутствие таких видов, как *Erysimum cheiranthoides* (зимующий яровой однолетник), *Galium*

---

[1] Названия растений даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

aparine, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crus-galli* (все они — яровые однолетники), *Equisetum arvense*, *Stachys palustris* (оба вида — глубококорневищные клубневые многолетники) и *Elytrigia repens* (корневищное растение).

Остальные виды встречались реже перечисленных. В списке распространенных сорняков значатся лишь хорошо адаптированные к условиям интенсивно обрабатываемых почв виды; к ним относятся, по С. А. Котту (1971), с одной стороны, однолетники с коротким жизненным циклом (яровые, зимующие), с другой — многолетники, энергично размножающиеся вегетативным путем после подрезания их подземных органов (корнеотпрысковые и некоторые корневищные сорняки).

По составу засорителей поля и огороды средней и северной частей Удмуртии довольно значительно отличаются друг от друга.[2] Если на полях довольно часто встречаются и достигают высокого обилия виды бедных и кислых почв, такие как *Rumex acetosella*, *Spergula arvensis*, *S. sativa* и другие, то в огородах, имеющих сильно окультуренные почвы, ацидофильные и олиготрофные виды не распространены. В число ведущих засорителей огородов входят лишь эутрофы и нитрофилы. Некоторые выраженные нитрофилы, например *Amaranthus retroflexus*, приурочены лишь к рудеральным местообитаниям и огородам и совершенно не свойственны посевам. На севере Удмуртской АССР щирица запрокинутая исчезает и с огородов, произрастая лишь в мусорных местах. В составе засорителей огородных культур мало видов, относящихся к зимующим и озимым однолетникам, двулетникам и вегетативно слабо размножающимся многолетникам (стержнекорневые, кистекорневые, мелкокорневищные и др.). Представители перечисленных биогрупп в условиях интенсивно обрабатываемых почв в течение всего вегетационного периода не могут развиваться нормально. На полях зимующие однолетники успевают пройти свой жизненный цикл в посевах многолетних озимых и частично в посевах яровых культур; озимые однолетники и двулетники свойственны посевам озимых и многолетних культур; в то же время многие вегетативно малоподвижные многолетники и двулетники хорошо произрастают на полях многолетних трав второго и последующих лет пользования. Изредка в огородах встречаются совершенно чуждые для пашенных местообитаний виды, что связано с близостью межевых участков, откуда «надвигаются» на огород некоторые лесо-луговые и луговые виды, например *Zerna inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Galium mollugo*, *Vicia cracca*, *V. sepium* и др. При обработке почвы они легко уничтожаются.

Структура растительности огородов проста. В любые по погодным условиям вегетационные сезоны человек обеспечивает культурному растению роль доминанта; с этой целью создаются оптимальные для его развития условия и устраняются конкуренты из числа сорняков. Если судить по действительной роли сорняков в образовании массы травостоя огородного агрофитоценоза, то ни один из них не может быть причислен даже к субдоминантам, так как человек не допускает их чрезмерного развития; поэтому в огородах так же, как и во всех культурфитоценозах, где растения интенсивно возделываются, по нашему мнению, нельзя выделять субдоминанты. В указанных сообществах представлены лишь две основные группы фитоценотипов: доминанты и ассектаторы. Из ассектаторов наибольшее хозяйственное значение имеют те сорняки, которым уделяется основное внимание при проведении мер по снижению засоренности.

Несмотря на сильное агротехническое воздействие человека на сорняки, огороды по степени засоренности мало отличаются от полевых сообществ. Масса сорных растений на единицу площади в огородах не меньше, а нередко даже больше, чем на полях. Но число побегов сорняков

---

[2] Сведения о сорняках и засоренности полей Удмуртии почерпнуты из работ З. Б. Валеевой и др. (1976) и З. Б. Валеевой и В. В. Туганаева (1976).

на единицу площади в огородах намного меньше, чем на полях. Так, на севере Удмуртии среднее число побегов на 1 м^2 в огородах равнялось 30 (от 14 до 54), на полях этот же показатель редко был меньше 100. Воздушно-сухой вес сорняков с 1 м^2 на огородном участке в среднем равнялся 17.0 г (от 4.7 до 37.5 г), на полевом участке (посев овса) — 15.4 (от 2.5 до 26.0 г).

Приведенные сравнительные данные ясно показывают, что в огородах интенсивное антропогенное воздействие сказывается прежде всего на густоте стояния побегов сорных растений (уменьшается число побегов), но уцелевшие особи, не испытывающие конкуренции других особей вследствие изреженности травостоя, бурно разрастаются на хорошо разрыхленной и богатой почве.

Степень засоренности огородов находится в прямой зависимости от качества ухода за культурой. В этой связи представляет интерес сравнение состояния засоренности огородов в пригородной зоне г. Ижевска и в сельской местности. В пригородной зоне огороды незначительны по размерам, и уход за культурами производится более тщательно, чем в сельской местности, где размеры огородов достигают 0.3—0.5 га. В Ижевске среднее число побегов сорных растений на 1 м^2 равняется 23.2, а в сельской местности (с. Як-Бодья) этот же показатель равен 35.0. Воздушно-сухой вес сорняков в первом случае равнялся 7.8, во втором — 16.1 г.

Ввиду того, что вегетирующие растения в огородах часто уничтожаются при обработке почвы или при прополке, в целях борьбы с сорняками большое значение имеет учет засоренности почвы семенными зачатками сорных растений. По нашим исследованиям, почвы огородов рассматриваемой территории содержат огромное количество плодов и семян сорных растений. В средней части Удмуртии потенциальный запас плодов и семян в почвах огородов в среднем равняется 620 млн штук в пересчете на 1 га; в северной Удмуртии этот показатель несколько меньше — 410 млн штук. Встречаются огороды, содержащие в почве до 1.5 млрд плодов и семян в расчете на 1 га. Если придерживаться значений шкал засоренности почв (Фисюнов, 1973), то все изученные огороды должны быть охарактеризованы наивысшей степенью засоренности.

Наиболее обильно засоряют почву огородов в средней части Удмуртии *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Polygonum scabrum*, *Stellaria media*, *Rubus idaeus*, в ее северной части — *Chenopodium album*, *Rubus idaeus*. Всего же в почвах огородов выявлены зачатки 42 видов растений. Сопоставление состава засорителей почв различных местообитаний показало, что в почвах огородов мало представлены плоды и семена *Spergula sativa* и *Rumex acetosella* — одних из самых распространенных засорителей полевых почв. В почвах же огородов в значительном количестве встречаются семена *Rubus idaeus*, в то время как в полевых почвах семена этого лесного вида встречаются весьма редко. То, что зачатки торицы посевной и щавеля малого не характерны для почв огородов, не удивительно; как указывалось выше, оба вида не свойственны огородным местообитаниям. Но вызывает интерес нередкое нахождение в почвах из-под огородных культур семян малины обыкновенной. По нашему мнению, в расселении семян этого вида «повинен» сам человек. Известно, что семена многих растений, образующих сочные плоды, проходят через кишечник человека почти в неповрежденном виде (Müller, 1934, 1955) и вместе с фекалиями накапливаются в уборных, откуда выносятся в огороды. Таким образом, сугубо лесной вид оказывается в совершенно не подходящей для него эколого-фитоценотической обстановке и семена его вряд ли дают всходы в условиях регулярно обрабатываемых почв.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1928). Что такое растительное сообщество. Изд. 2-е. М. — Вага А. Я. (1951). О культурных фитоценозах. Бот. ж., 36, 1. — Валеева З. Б., Т. П. Ефимова, В. В. Туганаев. (1976). Видовой состав и распространение сорных растений Удмуртии. В кн.: Сорные растения и меры борьбы с ними. Ижевск. —

Валеева З. Б., В. В. Туганаев. (1976). Засоренность почв Удмуртии плодами и семенами сорных растений. В кн.: Сорные растения и меры борьбы с ними. Ижевск. — Герасимов Г. А., О. Н. Мирскова. (1970). Деятельность земских агрономических смотрителей в бывшей Пермской губернии по оказанию агрономической помощи крестьянским хозяйствам в 80—90-х годах XIX века. Тр. Пермск. с.-х. инст., 67. — Доброхотов В. Н. (1961). Семена сорных растений. — Корсмо Э. (1933). Сорные растения современного земледелия. — Котт С. А. (1947). Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. — Котт С. А. (1971). Направленность эволюции формирования биотипов полевых сорных растений. Вестн. с.-х. науки, 12.— Леньков П. В. (1932). Семена полевых сорняков европейской части СССР. — Луппов П. Н. (1911). Христианство у вотяков в первой половине XIX в. Вятка. — Луппов П. Н. (1926). Обзор быта нацменов Вятской губернии. Вятско-Ветлужский край, 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Марков М. В., Н. М. Куликова. (1964). Сорно-полевая растительность и методика ее изучения. — Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. — Пашкевич В. В. (1904). Плодоводство в Вятской губернии. В кн.: Плодоводство в России. Материалы и исследования, VI. СПб. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Серпухова В. И. (1947). К познанию интенсивно-культурных фитоценозов. Бот. ж., 32, 2. — Туганаев В. В. (1974). Материалы по распространению плодов и семян сорных растений. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. — Фисюнов А. В. (1973). Сорные растения и борьба с ними. — Шевелев И. Н. (1928). Методика выделения семян из почвы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 19. — Müller P. (1934). Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. Berichte schweizer. Bot. ges., 43, 3. — Müller P. (1955). Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen.

Удмуртский государственный университет, г. Ижевск.

Получено 4 V 1976.

УДК 581.4+57]631.533.3 : 582.579.2

Л. С. Лунёва

СТРОЕНИЕ И БИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК ИРИСА *(IRIDACEAE)*

L. S. LUNJOVA. THE STRUCTURE AND BIOLOGY OF IRISES (*IRIDACEAE*) VEGETATIVE BUDS

Изучено строение вегетативных боковых почек на годичных побегах у 6 видов ириса, относящихся к 2 подродам *Iris* L. Установлены различия боковых почек в зависимости от положения на годичном побеге. Дана их морфологическая характеристика.

В последнее время значительно усилился интерес к ирисам как к одному из ценных декоративных многолетников и как к источнику сырья для эфирномасличной промышленности. Однако массовое использование наиболее ценных видов и сортов ириса в цветоводстве и озеленении сдерживается небольшим коэффициентом вегетативного размножения — основного способа их размножения.

С целью увеличения эффективности вегетативного размножения был предложен способ размножения ирисов почками (Бескоровайный, 1959; Родионенко, 1961). Он заключается в том, что почку (так называемый почко-черенок) вырезают с кусочком ткани побега и высаживают на специально подготовленный субстрат. Через некоторое время из такой почки формируется новое растение.

Этот способ был использован нами в опытах по размножению ирисов. Опыты проводились в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в 1974—1975 гг. на базе коллекции, созданной Г. И. Родионенко.

Нами установлено, что в зависимости от положения на годичном побеге почки, взятой для укоренения, изменяются сроки образования корней



Рис. 1. Побег *Iris hybrida* hort. Harbor Blue вегетации 1975 г. (нат. вел.).

1 — низовая почка; *3*, *5* — срединная почка; *7* — верховая почка; *9* — спящая почка на побеге вегетации 1974 г. (листья с побега вегетации 1975 г. удалены, *цифры* обозначают порядковые номера почек).

и скорость развития укоренившихся черенков. Для выяснения причин этих различий и установления эффективности использования почек при вегетативном размножении ириса мы предприняли изучение строения почек годичного побега.

В настоящее время имеется много данных о строении и формировании пазушных почек травянистых многолетников различных таксонов (Серебряков, 1947, 1952; Трофимов, 1949; Силина, 1953; Падеревская, 1963, 1966, и др.). М. А. Борисова-Гуленкова (1960) изучала почки возобновления для выяснения особенностей побегообразования чемерицы черной. И. П. Игнатьева (1963а, б, 1965, 1966а, б) и Е. В. Лавриченко (1975) исследовали морфогенез вегетативных органов травянистых многолетников (*Phlox paniculata* L. var. hort., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Gaillardia cristata* Pursh, *Dahlia cultorum* Thorsr. et Reis. и др.) с целью установления причин их «вырождения». Строение и типы почек в связи с укоренением черенков георгины исследовали И. Бирон и Э. Халеви (Biran, Halevy, 1973). Игнатьевой разработана методика изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков, Падеревской — методика исследования вегетативных почек травянистых многолетников.

В литературе мало сведений о строении, росте и формировании почек корневищных ирисов. При изучении морфогенеза монокарпических побегов были исследованы почки возобновления у *Iris scariosa* Willd. (Попова, 1965), *I. pumila* L., *I. furcata* Bieb. (Шевченко, 1970) и *I. lazica* Albov (Заяц, 1972). М. И. Падеревская (1966) описала почки возобновления *I. aphylla* L.

В настоящей работе изложены результаты исследования почек ирисов, относящихся к двум подродам: 1) подрод *Iris* (=*Pogoniris*) — *I. hybrida* hort. Harbor Blue, *I. pumila* L., *I. florentina* Ker-Gawl., *I. pallida* Lam.; 2) подрод *Limniris* — *I. sibirica* L., *I. pseudacorus* L.[1]

Все исследованные виды характеризуются наличием монокарпических побегов, несущих вегетативные почки, расположенные в пазухах ассимилирующих листьев, и верхушечную репродуктивную почку. Монокарпические побеги дициклические, иногда — полициклические. Цикл органогенеза вегетативных органов предшествует циклу развития репродуктив-

[1] Система рода *Iris* L. дана по Г. И. Родионенко (1961).

ных органов. У ириса на 1-м году развития побега различают три типа листьев: низовые, срединные и верховые (Родионенко, 1961). Низовые листья с широким основанием и недоразвитой пластинкой имеют меньшие размеры, чем срединные и верховые с нормально развитой зеленой пластинкой (см. табл. 2). Соответственно этому почки, расположенные в пазухах этих листьев, названы нами низовыми, срединными и верховыми.

Боковые почки ирисов закладываются на годичном побеге в акропетальной последовательности. Заложение меристематического бугорка, из которого к концу вегетационного периода формируется почка, по времени совпадает с началом роста листьев. При исследовании годичных побегов к концу вегетационного периода обращает на себя внимание заметная разница в размерах и форме почек в зависимости от их положения на побеге (рис. 1, табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Размеры и емкость боковых почек у *Iris hybrida* hort. Harbor Blue в зависимости от их положения на годичном побеге (15 XI 1975)

Почки	Последовательность заложения почек	Размеры почек		Емкость почек		Суммарная емкость почек
		длина, мм	ширина, мм	число чешуй	число зачатков листьев	
Низовые	1	3.6±0.08	5.2±0.06	3.3±0.3	5.9±0.1	9.2±0.4
	2	5.1±0.1	7.4±0.06	3.3±0.3	5.8±0.1	9.1±0.4
Срединные	3	8.3±0.1	8.5±0.08	3.4±0.2	6.8±0.2	10.2±0.4
	4	10.4±0.2	9.9±0.1	3.2±0.3	6.9±0.1	10.1±0.4
	5	11.1±0.1	10.9±0.2	2.2±0.1	7.8±0.2	10.0±0.4
Верховые	6	11.3±0.3	7.8±0.3	1.4±0.3	9.6±0.5	11.0±0.8
	7	11.2±0.4	7.6±0.3	1.4±0.3	8.5±0.3	10.9±0.6

Почки различаются не только по размерам, но и по числу чешуй и зачатков листьев, т. е. по емкости (Серебрякова, 1959, 1961). Почки, которые закладываются первыми в базальной части побега, имеют меньшие размеры и меньшую емкость по сравнению с почками в средней и верхней частях побега. Число чешуй в почках в пазухах низовых листьев такое же, как в почках в пазухах срединных листьев, и больше, чем в почках в пазухах верховых листьев.

Данные о размерах и емкости вегетативных почек ириса приведены в табл. 1 и 2.

В связи с тем, что величина листьев на вегетирующем побеге ириса различна, возникло предположение о влиянии размера ассимилирующей поверхности листа на размеры и емкость боковых почек. Как показали двухлетние наблюдения, размеры листьев, в пазухах которых закладываются и формируются почки, оказывают значительное влияние на их размеры и емкость. Чем меньше лист, тем меньше размер и емкость почки в его пазухе, и наоборот, в пазухе большего листа формируется почка большего размера и большей емкости (табл. 2). Подобная зависимость прослежена нами на всех исследованных видах.

Число сформированных на годичном побеге почек всегда в 2—3 раза больше числа побегов возобновления, так как они развиваются только из двух-трех хорошо развитых почек, находящихся в основании верхушечной почки. Остальные почки меньших размеров и меньшей емкости в течение нескольких лет остаются спящими. Годичные побеги любого возраста (начиная с побегов 2-го года жизни) имеют спящие почки.

Спящие почки играют важную роль в вегетативном возобновлении растений. Поросль у деревьев и кустарников образуется главным образом из спящих почек (Любименко, 1900; Ткаченко, 1955; Ляшенко, 1958, 1964; Тихонов, 1974). Благодаря этим почкам древесные растения успешно замещают поврежденные или усохшие побеги, восстанавливают крону или отдельные ее части (Серебряков, 1952, и др.).

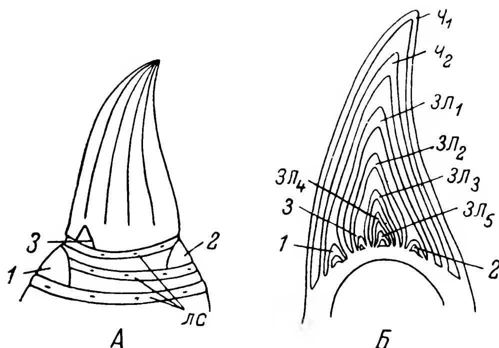


Рис. 2. Строение верховой почки *Iris hybrida* hort. Harbor Blue (×4).

А — общий вид: *1—3* — дочерние почки (листья, в пазухах которых они заложены, удалены), *лс* — листовые следы; *Б* — разрез: *1—3* — дочерние почки, $ч_1$—$ч_2$ — чешуи, $зл_1$—$зл_5$ — зачатки листьев.

Эту же функцию выполняют и спящие почки ириса. Если в случае очень сильного понижения зимних температур или под влиянием каких-либо других резко неблагоприятных условий погибает верхушечная почка или повреждается побег, спящие почки пробуждаются и трогаются в рост. В этом кроется одна из причин исключительной жизнестойкости многих садовых форм ириса, так сильно повреждаемых морозами в северных районах, серой бактериальной гнилью, гололедицами. У некоторых из исследованных видов и сортов ириса (*I. florentina*, *I. pumila*, *I. pallida*, *I. hybrida* hort.) в текущем году спящие почки на побеге прошлого года не образуют листьев, но у них формируются корни; благодаря этому, а также в результате использования питательных веществ материнского побега они увеличиваются в размерах (рис. 1, *9*).

Низовые почки расположены в базальной части годичного побега (рис. 1, *1*) в пазухах низовых листьев с широким основанием и недоразвитой листовой пластинкой. У всех изученных нами видов и сортов ириса на годичном побеге обычно две низовые почки. Они имеют форму треугольника, у которого основание больше высоты. Емкость низовых почек всегда меньше, чем у срединных и верховых почек. Чешуи не только защищают зачатки листьев и конус нарастания от излишней потери влаги и механических повреждений, но и выполняют функцию запасающих органов: в тканях чешуй к концу вегетационного периода откладывается крахмал. У одних видов кроющие чешуи сухие, пленчатые (*I. sibirica*, *I. pseudacorus*), у других — мясистые (*I. florentina*, *I. hybrida* hort., *I. pumila*, *I. pallida*). В зависимости от вида число чешуй в низовых почках различно: у ириса гибридного их 3—4, у ириса сибирского — 5—6. При прорастании низовых почек первые 2 чешуи отмирают, оставшиеся дают начало листьям с сильно развитым влагалищем и недоразвитой пластинкой.

При вегетативном размножении ирисов у всех видов и сортов низовые почки в любые сроки черенкования укореняются и прорастают очень слабо; растения, сформировавшиеся из них, развиваются гораздо медлен-

ТАБЛ

Связь размеров и емкости боковых почек у ирисов с величи

Вид	Положение почек на годичном побеге	Июль						Ав
			размер почки		емкость почки			
		длина листьев, мм *	длина, мм	ширина, мм	число чешуй	число зачатков листьев	общая	длина листа, мм
Iris pseudacorus L.	Низовые	800.7±10.2	4.2±0.4	4.8±0.1	4.3±0.3	3.2±0.3	7.5	828.5±6.3
	Срединные	1076.7±11.6	5.3±0.2	6.2±0.1	4.2±0.3	4.4±0.4	8.6	1081.3±11.5
	Верховые	785.3±10.1	3.2±0.3	3.5±0.3	2.8±0.1	3.2±0.5	6.0	1138.1±7.6
I. sibirica L.	Низовые	824.5±7.2	4.5±0.3	7.1±0.4	5.4±0.2	2.6±0.3	8.0	832.3±11.0
	Срединные	584.3±7.8	3.0±0.3	4.9±0.5	4.3±0.3	2.3±0.5	6.6	890.5±12.2
	Верховые	518.2±6.6	1.5±0.3	3.6±0.6	3.3±0.1	1.2±0.3	4.5	700.6±10.9

* Длина пластинки листа, в пазухе которого формируется почка.

нее, чем растения из срединных и верховых почек, они значительно чаще гибнут при пересадке в грунт.

Срединные почки расположены в пазухах срединных ассимилирующих листьев с хорошо развитой листовой пластинкой (рис. 1, *3*, *5*). Число их зависит от вида (2 почки у *I. sibirica* и 3—4 у *I. florentina*). Эти почки имеют форму треугольника, у которого основание примерно равно его высоте (табл. 1 и 2). В срединных почках число чешуй и их функции такие же, как в низовых. Емкость срединных почек больше, чем у низовых, но меньше, чем у верховых (табл. 1 и 2).

У видов подрода *Iris* (*I. florentina*, *I. pallida*, *I. pumila*, *I. hybrida* hort.) в пазухах чешуй и примордиев листьев срединных почек к концу вегетационного периода формируются дочерние почки. В каждой почке может быть до двух-трех дочерних почек.

Срединные почки укореняются и прорастают значительно лучше и быстрее, чем низовые; растения, сформировавшиеся из них, развиваются хорошо.

Верховые почки расположены в пазухах верховых листьев в основании верхушечной почки (рис. 1, *7*). Число верховых почек на годичном побеге у ирисов зависит от вида и варьирует от одной-двух у *I. sibirica* и *I. pseudacorus* до двух-трех у *I. florentina*.

Эти почки в зрелом состоянии имеют форму треугольника, высота которого больше основания (табл. 1 и 2). Верховые почки имеют наибольшую емкость. Число чешуй по сравнению с низовыми и срединными почками у них меньше (у *I. hybrida* hort. 1—2 чешуи, у *I. sibirica* — 2—3). Функции чешуй такие же, как у низовых и срединных почек. При прорастании верховых почек чешуи не отмирают, а образуют листья с недоразвитой пластинкой и сильно развитым влагалищем. В пазухах чешуй и примордиев листьев верховых почек у *I. pallida*, *I. hybrida* hort., *I. florentina* и *I. pumila* к концу вегетационного периода формируются дочерние почки. Их число в каждой почке достигает двух-трех (рис. 2). Из верховых почек обычно развиваются побеги возобновления. У всех исследованных видов и сортов ириса в случае моноподиального нарастания побега верховые почки на побегах прошлого года вегетации также образуют спящие почки.

При черенковании лучше всего укореняются и прорастают верховые почки ирисов. У *I. florentina* процент укоренения верховых почек достигает 90—95.

По продолжительности периода покоя боковые почки, сформировавшиеся на побеге текущего года, можно разделить на спящие (низовые и срединные) и покоящиеся (по терминологии Серебрякова, 1952), или почки возобновления (верховые).

ИЦА 2

ной листовой пластинки (средние данные за 1974—1975 гг.)

густ					Сентябрь					
размер почки		емкость почки			длина листа, мм	размер почки		емкость почки		
длина, мм	ширина, мм	число чешуй	число зачатков листьев	общая		длина, мм	ширина, мм	число чешуй	число зачатков листьев	общая
5.9±0.2	8.2±0.1	4.2±0.3	4.0±0.2	8.2	833.9±7.8	6.2±0.3	8.8±0.1	4.1±0.1	5.1±0.1	9.2
9.2±0.2	11.9±0.2	4.3±0.2	5.7±0.3	10.0	1098.7±11.5	9.8±0.4	12.4±0.3	4.2±0.1	5.9±0.1	10.1
9.4±0.4	8.6±0.3	2.6±0.3	6.2±0.3	8.8	1160.4±11.9	11.0±0.4	9.1±0.4	2.8±0.2	8.3±0.2	11.1
5.5±0.6	7.8±0.3	5.3±0.1	2.6±0.2	7.9	836.7±9.8	6.3±0.3	8.3±0.1	5.0±0.2	3.5±0.1	8.5
6.8±0.3	9.5±0.4	5.1±0.2	3.6±0.2	8.7	876.5±11.3	9.5±0.4	10.7±0.1	4.9±0.4	4.7±0.2	9.6
8.8±0.4	8.7±0.4	3.1±0.3	4.0±0.4	7.1	881.3±11.6	10.1±0.4	9.4±0.3	2.8±0.3	7.9±0.1	10.7

ЛИТЕРАТУРА

Б е с к о р о в а й н ы й М. Ф. (1959). Размножение ириса германского отрезками корневища. Цветоводство, 4. — Б о р и с о в а - Г у л е н к о в а М. А. (1960). К биологии чемерицы черной (*Veratrum nigrum* L.). Бот. ж., 45, 7. — З а я ц Т. В. (1972). Морфогенез и ритм развития *Iris lazica* Alb. Бюлл. Гл. Бот. сада АН СССР, 85. — И г н а т ь е в а И. П. (1963а). Морфогенез *Coreopsis grandiflora* Nutt. Бот. ж., 48, 1. — И г н а т ь е в а И. П. (1963б). Морфогенез наперстянки крупноцветковой. Докл. ТСХА, 83. — И г н а т ь е в а И. П. (1964). Методика изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков. Докл. ТСХА, 98. — И г н а т ь е в а *И. П. (1965). Морфогенез* вегетативных органов девясила мечелистного. Докл. ТСХА, 108. — И г н а т ь е в а И. П. (1966а). Причины «вырождения» некоторых декоративных травянистых многолетников. Бот. ж., 51, 3. — И г н а т ь е в а И. П. (1966б). Морфогенез вегетативных органов флокса метельчатого садового. Изв. ТСХА, 4. — Л а в р и ч е н к о Е. В. (1975). Морфогенез вегетативных органов и причины вырождения георгины (*Dahlia cultorum* Thorsr. et Reis.). — Л е б е д е в П. В. (1968). Проявления морфогенеза луговых злаков. Уч. зап. Уральск. унив., сер. биол., 4, 73. — Л ю б и м е н к о В. Н. (1900). О спящих почках. Тр. СПБ общ. естествоиспыт., отд. бот., 3. — Л я ш е н к о Н. И. (1958). О спящих почках кустарников. Бот. ж., 43, 7. — Л я ш е н к о Н. И. (1964). Биология спящих почек. — П а д е р е в с к а я М. И. (1963). Об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи. Бот. ж., 48, 2. — П а д е р е в с к а я М. И. (1966). Особенности почек возобновления геофитов Стрелецкой степи. Бот. ж., 51, 1. — П о п о в а Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей центрального Казахстана. В кн.: Биология и экология растений целинных районов Казахстана Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 17. — Р ж а н о в а Е. И. (1957). Биологические основы культуры многолетних злаков. — Р о д и о н е н к о Г. И. (1961). Род ирис — *Iris* L. — С е р е б р я к о в И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — С е р е б р я к о в И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1959). О некоторых морфологических особенностях побегообразования у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). Бюлл. МОИП, отд. биол., 64, 3. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1961). Некоторые закономерности формирования почек и побегов у луговых злаков. Бюлл. МОИП, отд. биол., 66, 4. — С и л и н а З. М. (1953). Культура тюльпанов в Ленинградской области. В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. — С м е л о в С. П. (1947). Биологические основы луговодства. — Т и х о н о в В. И. (1974). К биологии спящих почек у некоторых видов рода *Acer* L. Лесоведение, 1. — Т к а ч е н к о М. Е. (1955). Общее лесоводство. — Т р о ф и м о в Т. Т. (1949). Влияние засушливого лета 1938 и 1939 гг. и суровой зимы 1939 и 1940 гг. на некоторые виды растений. Научно-методические записки управления государственных заповедников, 12. — Ш е в ч е н к о Г. Т. (1970). Морфогенез монокарпического побега касатика низкого (*I. pumila* L.) и касатика вилкообразного (*I. furcata* Bieb.). Матер. Всес. симпозиума по изучению морфологических основ онтогенеза травянистых растений, М. — B i r a n I., A. H. H a l e v y. (1973). The relationship between rooting of *Dahlia* cuttings and the presence and type of bud. Physiol. Plantarum, 28, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1976.

УДК 631.175 : 581.48 : 582.998 (235.211)

Л. И. Носова

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *ARTEMISIA RHODANTHA* RUPR. *(COMPOSITAE)* НА ПАМИРЕ

L. I. NOSOVA. SEAD PRODUCTIVITY OF *ARTEMISIA RHODANTHA* RUPR. (*COMPOSITAE*) IN THE PAMIRS

Наблюдения проводились в 1964—1969 гг. на модельных разновозрастных особях (молодые, средневозрастные, стареющие и старые генеративные) в широко распространенных на Памире полынных сообществах (3860—4100 м над ур. м.). Реальная семенная продуктивность полыни розовоцветковой в естественных местообитаниях в среднем составляет 6—40 семянок на побег и 13—400 на особь, возрастая в условиях полива до 50—115 семянок на побег и 500—2200 на особь. Решающим фактором в изменении продуктивности полыни являются условия местообитания растений. Резкие ее колебания

связаны с метеорологическими факторами. Существенны изменения семенной продуктивности полыни на разных этапах генеративного периода и под влиянием перерывов в плодоношении.

Семенная продуктивность гемикриофитного полукустарничка *Artemisia rhodantha* Rupr. изучалась на Памирской биологической станции АН Таджикской ССР в 1964—1969 гг. Выяснялась зависимость семенной продуктивности полыни от условий местообитания, метеорологических факторов, возраста растений и продолжительности непрерывного плодоношения. Определялись общее число семянок, продуцируемых побегом и особью, число полноценных семянок [1] и всхожих семян. Наблюдения проводились в долине р. Чечекты (бассейн р. Акбайтал) на модельных разновозрастных особях (молодые, средневозрастные, стареющие и старые генеративные) в широко распространенных на Восточном Памире серотерескено-полынном (3860 м над ур. м.), восточноковыльно-полынном (3900 м) и туркестаноячменно-полынном (4100 м) сообществах (Носова, 1973). Помимо исследований в естественных условиях, продуктивность изучалась на участке восточноковыльно-полынного сообщества, который в летний период поливался одним из рекомендованных методов (Юсуфбеков, 1968); исследовалась также продуктивность экземпляров, выращенных из семян на грядках питомника (3860 м). На каждом участке этикетировали по 80 разновозрастных генеративных особей полыни. Семенную продуктивность вычисляли методом раздельного определения среднего числа генеративных побегов в кусте, корзинок на побеге и семянок в корзинке (Работнов, 1950, 1960; Каменецкая, 1952; Понятовская, 1960). У модельных особей подсчитывали генеративные побеги и корзинки на всех побегах, число семянок определяли во всех корзинках или не менее чем в 150. После 10 месяцев хранения в комнатных условиях семена проращивали в лаборатории Памирской биостанции в чашках Петри при 10—21° (преобладали температуры 18—21°).

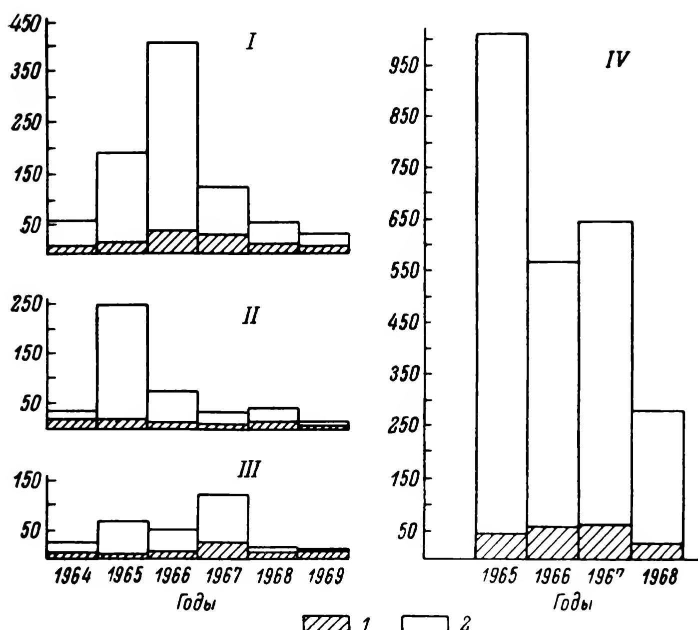
Число продуцируемых растениями семян — величина изменчивая, зависящая прежде всего от условий местообитания и метеорологических факторов (Salisbury, 1942; Работнов, 1950, 1969; Каменецкая, 1952; Нечаева, 1958; Синьковский, 1959; Старикова, 1968; Вайнагий, 1973, и др.). Крайне изменчива и семенная продуктивность *A. rhodantha*, определяемая числом генеративных побегов у особи, числом корзинок на побеге и семянок в корзинке. Количество генеративных побегов, по нашим данным, в естественных местообитаниях у этого вида полыни варьирует от 1 до 40 на особь; длина побегов изменяется от 3 до 22, длина соцветий — от 0.5 до 13 см, составляя 48—52% от длины побега. В условиях полива особи полыни развивают до 60 генеративных побегов, длина которых до-

ТАБЛИЦА 1

Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* в разных местообитаниях (1964—1968 гг.)

Сообщество	Среднее число						
	генеративных побегов у особи	корзинок на побеге	полноценных семянок			всхожих семян	
			в корзинке	на побеге	у особи	на побеге	у особи
Серотерескено-полынное	7.7	33.0	0.6	19.8	152	13.5	104
Восточноковыльно-полынное	5.5	25.5	0.6	15.3	84	11.8	65
Туркестаноячменно-полынное	5.0	15.3	0.8	12.2	61	7.6	38
Поливаемый участок (восточноковыльно-полынное)	10.9	44.9	1.1	49.4	538	33.1	361
Питомник	19.5	115	1.0	115	2244	33.4	651

[1] Полноценными считались зрелые и неповрежденные семянки нормальных размеров.



Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha.*

I — серотерескено-полынное сообщество (3860 м над ур. м.); *II* — восточно-ковыльно-полынное сообщество (3900 м над ур. м.); *III* — туркестанoячменно-полынное сообщество (4100 м над ур. м.); *IV* — поливаемый участок (восточноковыльно-полынное сообщество, 3860 м над ур. м.). *1* — продуктивность побега, *2* — продуктивность особи. *По оси ординат* — число полноценных семянок.

стигает 35 см. На побегах полыни розовоцветковой насчитывается от 3—5 до 50—100 корзинок. В корзинке может быть 0—7 семянок. За период наблюдений в корзинке в среднем формировалось от 0.6 до 1.1 полноценных семянок (табл. 1). Больше всего семянок в корзинках насчитывалось у особей, произрастающих в условиях полива. У растений всех местообитаний максимальное число семянок в корзинке отмечено в годы с теплыми днями во время бутонизации, цветения и плодоношения. Обычно наибольшее количество семянок развивается в корзинках средневозрастных особей, наименьшее — в корзинках старых генеративных растений (см. табл. 3).

За период наблюдений реальная семенная продуктивность [2] побега полыни в естественных условиях в среднем составила 12—20 семянок, продуктивность особи варьировала от 60 до 150. Изменения продуктивности побега и особи под влиянием факторов среды однотипны (см. рисунок). Наименьшая продуктивность как побега, так и особи отмечена в туркестаноячменно-полынном сообществе, вблизи верхнего предела распространения полыни (4100 м). Самая высокая продуктивность характерна для особей, произрастающих в области господства полынных пустынь (3860—3900 м), где развивается наибольшее число генеративных побегов в кусте и корзинок на побеге. В условиях полива продуктивность полыни возрастает в несколько раз: средняя продуктивность побега составляет 50—115 семянок, особи — 540—2240 семянок. Однако количество всхожих семян оказывается сравнительно небольшим, а длительность жизни полыни в этих условиях сокращается в 4—10 раз. В литературе отмечались увеличение семенной продуктивности и сокращение сроков жизни полыни розовоцветковой на поливаемых участках (Райкова, 1945, 1966; Стешенко, 1956; Ладыгина, 1964; Юсуфбеков, 1968).

[2] Под реальной семенной продуктивностью полыни мы понимаем число полноценных семянок, продуцируемых побегом или особью.

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* в годы с разными метеорологическими условиями

Сообщество	Годы наблюдений	Среднее число						
		генеративных побегов у особи	корзинок на побеге	полноценных семянок			всхожих семян	
				в корзинке	на побеге	у особи	на побеге	у особи
Серотерескено-полынное	1964	5.7	18.2	0.6	10.9	62.1	9.8	55.8
	1965	13.6	28.2	0.5	14.1	192	7.2	97.9
	1966	10.6	39.3	1.0	39.3	417	33.4	354
	1967	4.1	50.3	0.6	30.2	124	24.2	99.2
	1968	4.5	29.2	0.4	11.7	52.6	4.2	18.9
	1969	5.5	18.2	0.3	5.5	30.2	4.4	24.2
Восточноковыльно-полынное	1964	1.9	18.8	1.0	18.8	35.7	16.2	30.7
	1965	13.7	29.4	0.6	17.8	244	14.8	203
	1966	5.9	30.5	0.4	12.2	71.0	8.5	50.1
	1967	2.7	23.6	0.5	11.8	31.9	11.1	30
	1968	3.1	25.3	0.5	12.7	39.4	6.7	20.8
	1969	3.4	18.9	0.2	3.8	12.9	3.7	12.6
Туркестаноячменно-полынное	1964	3.2	12.1	0.7	8.5	27.2	6.8	21.8
	1965	10.0	17.1	0.4	6.8	68.0	2.1	21
	1966	5.4	15.8	0.6	9.5	51.3	5.4	29.2
	1967	4.5	19.0	1.4	26.6	120	25.3	114
	1968	1.7	12.3	0.8	9.8	16.7	4.4	7.5
	1969	1.2	12.0	1.0	12.0	14.4	10.6	12.7
Поливаемый участок (восточноковыльно-полынное)	1965	20.4	16.9	0.8	49.5	1010	33.2	667
	1966	9.6	49.2	1.2	59.0	566	33.0	317
	1967	10.6	40.7	1.5	61.0	647	54.9	582
	1968	10.7	30.3	0.9	27.3	281	15	160

Резкие колебания реальной семенной продуктивности полыни связаны с изменением погодных условий сезона вегетации (табл. 2; см. рисунок). По характеру вегетационных сезонов годы наблюдений были различными (Носова, 1972, 1973). В годы с теплой и влажной весной обычно возрастает число генеративных побегов, что значительно увеличивает продуктивность особи; теплые дни в периоды бутонизации, цветения и плодоношения (июль—сентябрь) способствуют образованию большего числа корзинок и лучшему завязыванию семянок, т. е. увеличивают продуктивность побега. Так, в 1965 г., который отличался влажной и достаточно теплой весной, высокая продуктивность особей объяснялась образованием большого числа генеративных побегов, в 1966—1967 гг., для которых были характерны теплые лето и осень, — значительным увеличением продуктивности побега. В разных местообитаниях наиболее высокая семенная продуктивность приходилась на разные годы. В серотерескено-полынном сообществе (см. рисунок, *I*) таким был 1966 год с теплыми и влажными летом и осенью, средняя продуктивность побега достигла 40 семянок, особи — 400 семянок. Для восточноковыльно-полынного сообщества (*II*) наиболее благоприятным оказался 1965 год с влажной и достаточно теплой весной: у особей полыни в среднем развивалось 240—250 полноценных семянок. В туркестаноячменно-полынном сообществе (*III*) высокая продуктивность побега (27 семянок) и особи (120 семянок) наблюдалась в 1967 г., когда июль, август и сентябрь оказались особенно теплыми. В условиях полива (*IV*) больше всего семянок на побеге полыни (в среднем 60) насчитывалось в теплые 1966—1967 гг., у особи (более 1000 семянок) в 1965 г., на второй год полива. Максимальное число семянок, которое особи полыни способны продуцировать в благоприятные годы, значительно выше указанных средних величин. В серотерескено-полынном сообществе особи с высокой жизненностью в благоприятные годы продуцировали до 2200—2800 полноценных семянок, их побеги — до 100—170. На поливаемых участках в урожайные годы у отдельных экземпляров

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность разновозрастных особей *Artemisia rhodantha* (1964—1968 гг.)

Сообщество	Возрастное состояние генеративных особей	Среднее число						
		генеративных побегов у особи	корзинок на побеге	полноценных семянок			всхожих семян	
				в корзинке	на побеге	у особи	на побеге	у особи
Серотерескено-полынное	Молодые	4.0	30.9	0.8	24.7	98.8	14.8	59.2
	Средневозрастные	8.8	39.4	0.7	27.6	243	20.7	182
	Стареющие	10.2	30.6	0.6	18.4	188	13.4	137
	Старые	7.8	31.2	0.4	12.5	97.5	7.9	61.6
Восточноковыльно-полынное	Молодые	3.4	22.7	0.5	11.4	38.8	8.9	30.3
	Средневозрастные	5.7	28.3	0.7	19.8	113	13.9	79.2
	Стареющие	6.9	27.3	0.6	16.4	113	13.9	95.9
	Старые	5.6	23.7	0.3	7.1	39.8	5.5	30.8
Туркестаноячменно-полынное	Молодые	2.4	15.2	0.9	13.7	32.9	8.2	19.7
	Средневозрастные	8.9	18.5	1.1	20.4	182	12	107
	Стареющие	6.3	13.4	0.6	8.0	50.4	5.4	34
	Старые	4.2	13.9	0.4	5.6	23.5	3.7	15.5

насчитывалось от 3000 до 9500 полноценных семянок. Самыми неблагоприятными во всех местообитаниях были годы с холодными весенними и летними месяцами — 1964, 1968, особенно 1969, в котором средняя реальная продуктивность особей не превышала 13—30 семян.

Реальная семенная продуктивность побегов и особей полыни розовоцветковой меньше общего числа продуцируемых ими семянок, т. е. общей семенной продуктивности, так как 1—10% семянок (а в особо неблагоприятные годы до 20—30%) обычно составляют недозревшие семянки. Число всхожих семян, продуцируемых побегом и особью, ниже реальной семенной продуктивности, поскольку лабораторная всхожесть семян варьирует от 30 до 97%. Наиболее значительна разница между реальной семенной продуктивностью и числом продуцируемых всхожих семян у особей, выращенных в питомнике, так как всхожесть семян, формирующихся в этих условиях, обычно низка. Наименьший разрыв между общей семенной продуктивностью, реальной семенной продуктивностью и числом всхожих семян, продуцируемых побегом и особью, отмечен в годы с теплыми вегетационными сезонами. В благоприятные годы у особей всех местообитаний эти величины наиболее близки, так как число недозревших семянок значительно сокращается (1—7%), а всхожесть семян возрастает (85—97%).

Не наблюдалось зависимости между продуктивностью генеративных побегов и их числом. Продуктивность побега может быть достаточно высокой при малом и большом числе генеративных побегов у особи. В большой степени продуктивность побегов зависит от их размеров: наибольшее число семянок формируется на высоких разветвленных побегах, имеющих много корзинок, наименьшее — на низких побегах с короткими соцветиями.

Существенно изменяется число продуцируемых семян в онтогенезе растений (Работнов, 1950; Голубева, 1968; Пошкурлат, 1975). Наиболее высокой продуктивностью отличаются средневозрастные особи полыни розовоцветковой, а в отдельные годы — стареющие (табл. 3). Продуктивность старых сильно партикулирующих и молодых особей почти одинакова, но объясняется разными причинами: у молодых растений выше продуктивность побега, у старых — возрастает число генеративных побегов. Наибольшее число всхожих семян, продуцируемых побегом или особью, также характерно для средневозрастных или стареющих особей.

Заметно влияют на реальную семенную продуктивность полыни розовоцветковой перерывы в плодоношении. В годы наблюдений наибольшая

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* у особей с разной продолжительностью непрерывного плодоношения

Сообщество	Продолжительность непрерывного плодоношения (число лет)	1965 г.			1966 г.			1967 г.		
		среднее число			среднее число			среднее число		
		генеративных побегов у особи	полноценных семянок		генеративных побегов у особи	полноценных семянок		генеративных побегов у особи	полноценных семянок	
			на побеге	у особи		на побеге	у особи		на побеге	у особи
Серотерескено-полынное	7	16.2	14.6	236	13.2	41.4	546	3.8	31.1	118
	6	17.3	13.1	226	12.4	66.9	830	5.3	19.0	101
	5	12.4	10.5	139	11.0	34.8	383	5.0	51.5	258
	4	11.0	14.4	158	11.0	47.3	520	3.2	25.4	81.3
	3	10.5	11.1	117	6.5	35.0	228	3.0	26.7	80.1
	2	9.3	11.3	105	3.5	28.4	99.4	—	—	—
	1	6.7	13.2	88	—	—	—	—	—	—
Восточноковыльно-полынное	7	23.2	13.8	320	11.1	11.7	130	5.8	10.9	63.2
	6	24.0	13.4	322	17.0	14.8	252	3.5	23.1	80.9
	5	20.7	10.3	313	3.7	21.0	78	5.0	3.8	17.0
	4	13.0	11.0	143	5.7	13.8	79	3.2	3.6	10.5
	3	8.1	17.6	143	3.3	13.9	41.7	1.3	3.2	4.2
	2	12.6	20.9	263	—	—	—	—	—	—
	1	6.5	21.0	136	—	—	—	—	—	—

Примечание. Тире означает, что генеративные побеги не развились.

продолжительность непрерывного плодоношения составила 7 лет, но, возможно, она достигает 10 и более лет. У особей с длительным непрерывным плодоношением всегда развивается больше генеративных побегов, продуктивность этих особей выше. Самой высокой реальной семенной продуктивностью отличались особи с непрерывным плодоношением в течение 5—7, реже — 4 лет, наименьшая продуктивность оказалась характерной для особей, плодоносивших без перерыва в течение 3 и менее лет (табл. 4). В год, предшествующий перерыву в плодоношении и следующий за перерывом, семенная продуктивность особей, как правило, снижается (табл. 5). В особо неблагоприятные годы развивают генеративные побеги и продуцируют семянки обычно только особи с длительным непрерывным плодоношением. Так, в 1969 г. в серотерескено-полынном сообществе семянки завязались почти исключительно у особей, плодоносивших непрерывно в течение 6 и 7 лет. На продуктивности отдельных побегов длительность непрерывного плодоношения особи не отражается: у особей с частыми перерывами в плодоношении продуктивность побегов может быть сравнительно высокой. В благоприятном 1965 году наибольшая продуктивность побегов в восточноковыльно-полынном сообществе отмечалась у особей, плодоносивших без перерыва не более 3 лет.

Вес семянок, продуцируемых особями полыни розовоцветковой, незначителен. В естественных местообитаниях он, по средним данным, равняется 0.008—0.104 г на особь, в условиях полива возрастает до 0.134—0.572 г на особь. У растений всех возрастных групп семянки составляют небольшой процент от веса однолетних частей: в 1966 г. в восточноковыльно-полынном сообществе он не превышал 1—2.6%, в самом благоприятном 1965 г. достигал 3—18%. Наиболее значительна доля семянок (18%) в весе однолетних частей молодых генеративных растений.

Таким образом, в условиях Памира *A. rhodantha* продуцирует значительно меньше семянок, чем многие ксерофильные полыни Забайкалья, Казахстана и центральных Каракумов, продуктивность которых может исчисляться тысячами семянок (Гордеева, 1959; Горшкова, 1966; Беспалова, 1969; Антонова и др., 1970). Реальная семенная продуктивность полыни розовоцветковой в естественных местообитаниях в среднем со-

ТАБЛИЦА 5

Влияние перерывов в плодоношении на семенную продуктивность *Artemisia rhodantha*

Сообщество	Годы наблюдений	Средняя продуктивность (полноценных семянок) особей, плодоносивших		
		без перерыва в течение 5 лет	накануне перерыва	после перерыва
Серотерескено-полынное	1965	199	180	147
	1966	858	306	—
	1967	136	40	—
Восточноковыльно-полынное	1965	420	230	222
	1966	82	41	—
	1967	32	15	10

ставляет 13—400 семянок на особь, на поливаемых участках возрастает в 2—15 раз, достигая 500—2200 семянок на особь. Общая семенная продуктивность обычно на 1—10, а в особо неблагоприятные годы на 20—30% выше реальной семенной продуктивности, так как в суровых высокогорных условиях не все развивающиеся семянки успевают созреть за период вегетации. Число всхожих семян, продуцируемых побегам или особью, ниже реальной семенной продуктивности, поскольку лабораторная всхожесть семян составляет 30—97%. Наиболее низкая всхожесть семян у особей поливаемых участков. У особей как в естественных местообитаниях, так и в условиях полива семянки формируются только у небольшой части цветков. Реальная семенная продуктивность (продукция полноценных семянок) полыни розовоцветковой не превышает 6—18% ее потенциальной продуктивности, т. е. числа цветков, характерного для побега или особи, но сохраняет те же закономерности (Носова, 1973).

Решающим фактором в изменении семенной продуктивности являются условия местообитания растений. Наименьшая продуктивность естественных местообитаний отмечена в туркестаноячменно-полынном сообществе, у верхнего предела распространения полынных пустынь (4100 м), самая высокая — в серотерескено-полынном, в области господства полынных пустынь (3860 м). Резкие колебания семенной продуктивности как отдельных побегов, так и особи в целом связаны с изменением погодных условий сезонов вегетации. В суровых условиях высокогорий, где семенное возобновление крайне затруднено, ежегодная продукция семян у *A. rhodantha* обеспечивается пластичностью адаптации растений. Чутко реагируя на погодные условия, особи полыни как бы регулируют производство семян, изменяя число генеративных побегов или продуктивность побега. Наибольшая продуктивность особей характерна для сезонов с теплой и влажной весной, способствующей обильному формированию генеративных побегов. Высокая продуктивность побегов зафиксирована в годы с теплыми днями в периоды бутонизации, цветения и плодоношения, способствующими лучшему завязыванию и развитию семянок. Существенны изменения семенной продуктивности полыни в онтогенезе. Наиболее высокой продуктивностью побега отличаются средневозрастные растения, продуктивность особи наиболее высока у средневозрастных или стареющих растений. Молодые и старые особи продуцируют почти одинакове количество семянок, но у молодых растений основное значение имеет продуктивность побега, а у старых особей, репродуктивная способность которых заметно ослабевает, семенная продуктивность определяется в основном числом генеративных побегов. Наименьшая разница между общей семенной продуктивностью, реальной семенной продуктивностью и числом всхожих семян, продуцируемых побегом или особью, отмечена в годы с теплыми вегетационными сезонами и наиболее характерна для средневозрастных или стареющих особей. При длительном непрерывном плодоношении особи полыни розовоцветковой сохраняют вы-

сокую продуктивность: наибольшая продуктивность характерна для особей с непрерывным плодоношением, равным 5—7, реже — 4 годам, наименьшая — для плодоносивших без перерыва в течение 3 и менее лет. В год, предшествующий перерыву в плодоношении и следующий за перерывом, семенная продуктивность особей обычно снижалась.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова К. Г., А. А. Кирильцева, В. А. Михайлова. (1970). Семенная продуктивность растений центральных Каракумов. Проблемы освоения пустынь, 1. — Беспалова З. Г. (1969). *Artemisia pauciflora* Web. — полынь черная. Биолого-морфологическая характеристика. В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана, 2. — Вайнагий И. В. (1973). Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. Растит. ресурсы, 9, 2. — Голубева И. В. (1968). Динамика семенной продуктивности клевера горного (*Trifolium montanum* L.) и ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в различных фитоценотических условиях луговой степи. Бот. ж., 53, 11. — Гордеева Т. К. (1959). Динамика естественной растительности в полупустыне (на примере Джаныбекского стационара). Бот. ж., 44, 9. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Каменецкая И. В. (1952). Семенное возобновление растительности северной степи (на примере Стрелецкой степи Курской области). Автореф. канд. дисс. Л. — Ладыгина Г. М. (1964). Полынники Горного Бадахшана. Канд. дисс., БИН. Л. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Носова Л. И. (1972). Урожай семян полыни розовоцветковой *Artemisia rhodantha* Rupr. на Памире. Бот. ж., 57, 2. — Носова Л. И. (1973). Потенциальная семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. (*Compositae*). Бот. ж., 58, 6. — Понятовская В. М. (1960). Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению травяного или полукустарничкового сообщества в его сезонных изменениях. В кн.: Программно-методические записки по биокомлексн. и геобот. изучению степей и пустынь Центр. Казахстана. — Пошкурлат А. П. (1975). Урожайность семян *Adonis vernalis* L. в географическом и возрастном аспекте. Бот. ж., 60, 4. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 6. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полев. геобот., 2. — Работнов Т. А. (1969). Итоги изучения семенного размножения растений на лугах в СССР. Бот. ж., 54, 6. — Райкова И. А. (1945). Биология некоторых памирских растений в связи с проблемой мелиорации пастбищ. Бюлл. Средн.-аз. гос. унив., 23. — Райкова И. А. (1966). Биологические основы улучшения пустынных пастбищ Памира. Пробл. бот., 8. — Синьковский Л. П. (1959). Полыни из подрода *Seriphidium* как кормовые растения и опыт введения их в культуру Средней Азии. Тр. Инст. животновод. и ветеринар. АН Тадж. ССР, 3, 4. — Старикова В. В. (1968). Семенная продуктивность клевера горного и клевера альпийского в условиях луговой степи. Уч. зап. Ульяновск. гос. пед. инст., 23, 3. — Стешенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. Инст. бот. АН Тадж.ССР, 40. — Юсуфбеков Х. Ю. (1968). Улучшение пастбищ и сенокосов Памира и Алтайской долины. — Salisbury E. J. (1942). The reproductive capacity of plants.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 20 VI 1975.

УДК 581.1 : 581.331.2 : 582.998 (571.61/.64)

Л. Н. Миронова

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ИРИСА ПРИМОРЬЯ

L. N. MIRONOVA. VIABILITY OF POLLEN OF IRIS SPECIES OF PRIMORYE

Изучались жизнеспособность пыльцы ирисов Приморья и ее зависимость от длительности хранения и погодных условий в период вегетации и от экологии вида. Жизнеспособность определялась путем проращивания пыльцевых зерен на искусственной

ТАБЛИЦА 1

Жизнеспособность пыльцы разных видов *Iris* в различных условиях

Вид	Дата сбора пыльцы	Погодные условия в период цветения		Длительность хранения пыльцы (в сутках)												
		средне-суточная темпера-тура (°C)	относи-тельная влаж-ность воз-духа (%)	день сбора	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
				количество проросших пыльцевых зерен (в %)												
Iris laevigata Fisch.	10 VI 1974	13.8	84.2	99.2	87.2	78	53.7	49.8	47.1	41.2	36.8	21.2	5.3	—	—	—
	2 VI 1975	15.9	68.4	99.8	92.4	85.6	78.6	71.2	61.6	53.4	41.4	35.8	29.2	20.4	11.2	5.4
I. ensata Thunb.	12 VII 1974	19.7	85.3	98.8	89.2	75	66.9	42.1	31.3	18.6	10.2	5.4	—	—	—	—
	2 VII 1975	21.2	79.8	99.4	94.6	87.2	83	72.4	60.5	52.2	40.2	32.2	21.2	14.4	9.1	5.2
I. sanguinea Donn	8 VI 1974	12.4	86.4	98.2	91.4	74	52.4	33	20.2	5.4	—	—	—	—	—	—
	30 V 1975	15.4	80.2	99.4	92.6	83.2	74.6	52.2	30.8	21.6	11.1	6.2	—	—	—	—
I. uniflora Pall.	27 V 1974	13.5	84.6	96.4	86.2	62.4	36.6	10.4	5.1	—	—	—	—	—	—	—
	18 V 1975	15.6	76.2	98.2	90.6	83.5	70.4	51.6	30.4	18.8	8.6	—	—	—	—	—

Примечание. Ошибка измерений составляла не более 10%.

питательной среде. Более высокая температура при небольшой относительной влажности воздуха в период цветения обеспечивает дружное прорастание пыльцевых зерен и увеличивает период их жизнеспособности. Пыльца видов ириса, приуроченных к более влажным условиям местообитания, имеет более длительный период жизнеспособности, нежели у видов из более сухих районов обитания.

В практике интродукции и акклиматизации декоративных растений при изучении особенностей их цветения и проведения селекционных работ большое внимание уделяется жизнеспособности пыльцы (Зубкус, 1957а, б; Родионенко, 1961; Былов, Гринкевич, 1962).

В наших опытах мы попытались выяснить, как долго сохраняется жизнеспособность свежесобранной пыльцы ириса при хранении в пергаментных пакетах в лабораторных условиях, какое влияние оказывают погодные условия и экология вида на этот процесс.

Жизнеспособность пыльцы ириса определялась путем ее проращивания на искусственной питательной среде, содержавшей 2—2.5% агара и 10—15% сахарозы, по методике Г. И. Родионенко (1961). Проращивание образцов пыльцы, взятой из полураскрывшегося цветка с уже лопнувшими пыльниками, проводилось через каждые сутки (с момента сбора) до тех пор, пока средний процент прорастания пыльцевых зерен не падал ниже 5. Прорастание фиксировалось при ежедневном просмотре в пяти полях зрения микроскопа в двух повторностях.

Опыты проводились в 1974 и 1975 гг. в местах естественного произрастания изучаемых видов. Вегетационный период 1974 г. был не особенно благоприятным для роста и развития растений: холодная, затяжная весна и прохладное, дождливое лето. Вегетационный период 1975 г. отличался более теплой и сухой погодой. Полученные данные сведены в табл. 1.

Из таблицы видно, что увеличение периода жизнеспособ-

ТАБЛИЦА 2

Жизнеспособность пыльцы двух видов *Iris* в зависимости от фаз развития цветка

Вид	Фаза развития цветка и пыльника	Количество проросшей пыльцы (%)
Iris ensata	Бутоны в фазе полной зрелости за 10—12 час. до начала раскрывания, пыльники непылящие	1.2
	Полураскрытый цветок, пыльники полностью лопнувшие	89.6
	Полностью раскрывшийся цветок, обильное пыление пыльников	89.2
	Увядающий цветок в фазе «тарелки», пыльники подсохли	30.4
I. uniflora	Бутоны в фазе полной зрелости за 10—12 час. до начала раскрывания, пыльники непылящие	1.1
	Полураскрытый цветок, пыльники полностью лопнувшие	86.4
	Полностью раскрывшийся цветок, обильное пыление пыльников	74.8
	Увядающий цветок в фазе «тарелки», пыльники подсохли	15.2

ности пыльцы наблюдалось в вегетационный сезон 1975 г., когда погода была более благоприятной для развития растений. Это свидетельствует о том, что температура и относительная влажность воздуха влияют на жизнеспособность пыльцы; это было отмечено, в частности, И. Н. Голубинским (1974); более высокая температура воздуха при небольшой относительной влажности не только в момент цветения, но и в предыдущие дни (в период формирования пыльцы) обеспечивает более дружное прорастание пыльцевых зерен и увеличивает период их жизнеспособности. И наоборот, сырые, холодные дни весны отрицательно сказываются на прорастании пыльцы, снижая ее активность. Это в какой-то мере согласуется с той закономерностью, которая была отмечена для пыльцы ириса и ряда других видов в работе Г. И. Родионенко и Э. А. Буровой (1970).

Наблюдения над биологией цветка показали, что длительность его жизни различна у разных видов. У *Iris laevigata* Fisch. et Mey. и *I. ensata* Thunb. (=*I. kaempferi* Sieb.) она составляет 6—7 дней, у *I. sanguinea* Donn (=*I. orientalis* L.) — 4—5 дней, у *I. uniflora* — 3—4 дня. Цветки *I. mandshurica* и *I. flavissima*, раскрывшись утром, к вечеру завядают. Следовательно, вне цветка (после сбора) пыльца дольше сохраняет свою жизнеспособность.

По данным табл. 1 мы можем проследить зависимость жизнеспособности пыльцы от экологии вида, в частности от условий местообитания. Так, пыльца *I. laevigata*, относящегося к гигрофитам, и *I. ensata*, мезофита, имеет наибольший период жизнеспособности. У *I. sanguinea*, который занимает промежуточное положение между мезофитами и ксерофитами, а также у *I. uniflora*, типичного ксерофита, период жизнеспособности пыльцы более короткий. Одногодичные наблюдения над пыльцой *I. mandshurica* и *I. flavissima*, характерных ксерофитов Приморья, еще более подтверждают эту зависимость: их пыльца утрачивает жизнеспособность уже на третьи сутки с момента сбора.

Жизнеспособность пыльцы в естественных условиях в зависимости от фаз развития цветка определялась у *I. ensata* и *I. uniflora* на коллекционном участке Ботанического сада Дальневосточного научного центра АН СССР (г. Владивосток) в вегетационный период 1974 г. Пробы пыльцы брались из бутонов в фазе их полной зрелости за 10—12 час. до начала раскрывания цветка, из полураскрывшихся и полностью раскрывшихся цветков, из увядающих цветков в фазе «тарелки» (термин Г. И. Родионенко), характеризующейся смыканием увядающих долей околоцветника в центре цветка. Сразу же после взятия проб проводилось проращивание пыльцы. Полученные результаты представлены в табл. 2.

Из приведенных данных видно, что жизнеспособность пыльцы находится в тесной зависимости от фазы развития цветка и пыльников. Пыльца из зрелых бутонов за 10—12 час. до начала раскрывания цветка прорастала в незначительном количестве на искусственной среде. Это свидетельствует о том, что в данной фазе у пыльцевых зерен еще не полностью прошел процесс дозревания. Наибольший процент проросших пыльцевых зерен наблюдался в том случае, когда пыльца бралась из полураскрытого цветка, в котором, как было отмечено (Knuth, 1904), пыльники уже полностью вскрываются. Пыльца, взятая из подсохших пыльников увядающего цветка (в фазе «тарелки»), частично прорастает. Следовательно, цветок увядает при сохранении жизнеспособности части пыльцы.

ЛИТЕРАТУРА

Былов В. Н., Н. Г. Гринкевич. (1962). Жизнеспособность и условия длительного хранения пыльцы цветочно-декоративных растений. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 45. — Голубинский И. Н. (1974). Биология прорастания пыльцы. — Зубкус Л. П. (1957а). Об особенности прорастания пыльцы кандыма сибирского. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 27. — Зубкус Л. П. (1957б). О продолжительности жизни пыльцы кандыма сибирского. Изв. Вост. ФАН СССР, 7. — Родионенко Г. И. (1961). Род Ирис — *Iris* L. — Родионенко Г. И., Э. А. Бурова. (1970). Явление временной потери пыльцой своей активности. Бот. ж., 55, 2. — Knuth P. (1904). Handbuch der Blutenbiologie, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 I 1976.

УДК 581.84 : 581.45 : 633.282

Л. К. Иванюкович

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОРГО (*SORGHUM* MOENCH SUBGEN. *SORGHUM*)

L. K. IVANYUKOVICH. ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAF IN SOME SPECIES OF SORGHO (*SORGHUM* MOENCH SUBGEN. *SORGHUM*)

Проведено сравнительное исследование анатомического строения листа 70 образцов четырех давно культивируемых видов сорго: *Sorghum guineense*, *S. caffrorum*, *S. nervosum* и *S. durra* из 25 стран и вида *S. sudanense*, введенного в культуру только с 1912 г. По таким систематическим признакам эпидермы «паникоидных» злаков, как морфология одноклеточных волосков и секреторных волосков (форма одноклеточных секреторных волосков; форма дистальных клеток и соотношения длин дистальных и базальных клеток у двуклеточных секреторных волосков), из этих видов выделяется китайский вид *S. nervosum*. Для него характерны дистальные ширакозакругленные (до куполовидных) клетки, более короткие по сравнению с базальными у двуклеточных волосков; куполовидные одноклеточные секреторные волоски; булавовидные волоски. Все остальные виды можно объединить в группу со следующими общими анатомическими признаками: суженные одноклеточные секреторные волоски; суженный апекс дистальных клеток; у двуклеточных волосков длина дистальных клеток больше, чем базальных; заостренные или слегка притупленные на верхушке одноклеточные волоски. В этой группе видов разнообразием морфологических типов одноклеточных волосков, а также обилием многоклеточных волосков характеризуется полиморфный вид *Sorghum durra*; последние отмечены также для других изученных видов.

Сорго является типичным представителем злаков эупаникоидного типа.

Данное исследование проводилось с целью выявления устойчивых анатомических признаков листа, имеющих таксономическое значение, и является продолжением ранее опубликованной работы (Иванюкович, Якушевский, 1973). Трудность задачи заключалась в том, что мы пытались установить по анатомическим признакам различия между видами,

а, как известно, с понижением таксономического ранга уменьшается и количество признаков, которые могут быть использованы для идентификации. Исследовался 71 образец следующих видов сорго: *S. guineense*, *S. caffrorum*, *S. nervosum*, *S. durra*, *S. sudanense*. Наибольшим числом образцов (30) был представлен *S. durra* — самый полиморфный вид.

Исследованный материал был взят из многих географически удаленных точек ареала рода. Изучены образцы из Африки (Алжир, Гана, Гвинея, Замбия, Мавритания, Марокко, Мозамбик, Нигерия, Сенегал, Эритрея, Эфиопия, ЮАР), Передней Азии (Палестина, Турция); Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии (Индия, Бирма, Вьетнам, КНР, Корея, Япония), Европы (СССР, Франция), Америки (Бразилия, США), всего из 25 стран.

Список изученных образцов *Sorghum* (по каталогу ВИР) приведен ниже.

S. guineense Stapf s. l. — кк. 1103, 1387, 1393, 2029, 2144, 2603, 3105, 3254, 3337, 3637, 3888, 4181, И-0289108/292.

S. caffrorum (Retz.) Beauv. s. l. — кк. 1219, 1677, 1731, 1736, 1738, 1758, 1790, 3021, 3444, 4007 и дикое сорго — к-30 (*S. caffrorum*?).

S. nervosum Bess. ex. Schult. s. l. — кк. 417, 522, 1028, 1173, 1253, 1257, 1730, 1794, 2332, 2395.

S. durra (Forsk.) Stapf s. l. — кк. 183, 705, 707, 710, 717, 753, 856, 929, 961, 1206, 1235, 1243, 1251, 1344, 1476, 1647, 1917, 2133, 2404/A, 2512, 2688, 2696, 2788, 2941, 3499, 3535, 3552, 4219, И-291184/273 и дикая форма — И-306815/508/0 (*S. durra?*).

S. sudanense (Piper.) Stapf — кк. 154, 201, 222, 237, 244, 1967, 16/1 E.

Растения указанных образцов сорго высевались на Кубанской опытной станции Всесоюзного института растениеводства в 1973/1974 гг. Листья фиксировали в смеси спирта с глицерином (см.: Прозина, 1960). От каждого образца брали четвертые от верхушки листья с трех растений в фазах трубкования — начала выметывания. Эти фазы были выбраны нами, поскольку у листьев, фиксируемых в фазе созревания зерна, такой таксономический признак, как дистальная клетка двуклеточных волосков, отсутствует вследствие ее разрушения.

Мы исследовали поперечные срезы главной (срединной) жилки и эпидерму листа над главной жилкой и над мезофиллом между 2-й и 3-й боковыми жилками. Эпидерму в течение 20 мин. окрашивали водным раствором генциан-виолета. Были выполнены следующие микрохимические реакции: на жиры (ацетон и спиртовой раствор судана IV), на эфирные масла (спирт и судан IV), на крахмал (иод в иодистом калии), на алкалоиды (пикриновая кислота), на таннины (кипячение в спирте), на глюкозиды (кипячение в разбавленном растворе KOH), на антоциан (уксусная кислота), для обнаружения кремния эпидерму прокаливали на слюде.

Все изученные образцы по данным Жака-Феликса (Jacques-Felix, 1958) характеризуются тремя отличительными признаками анатомии листа: 1) отсутствие местомного (внутреннего) влагалища пучка и сильно развитое внешнее влагалище (паренхимная обкладка); 2) венцовое расположение клеток с хлоропластами вокруг пучков; 3) наличие в эпидерме двуклеточных волосков. Двуклеточный волосок является существенным признаком и имеет тенденцию к исчезновению в аридных условиях.

Для сравнения были использованы признаки: 1) число пучков в главной жилке, 2) число моторных клеток в зоне главной жилки, 3) высота моторных клеток, 4) морфология одноклеточных волосков, 5) морфология и встречаемость секреторных волосков,[1] 6) морфология окремневших клеток, 7) характер включений.

---

[1] Одноклеточные волоски (по терминологии Меткалфа, «макроволоски» — Metcalfe, 1960), образуют на листе покров, часто видимый невооруженным глазом. Они сильно варьируют по длине, изогнутости, толщине стенок клеток, степени погруженности оснований и т. д. Гомологичны волоскам-шипам (prickles).

Секреторные волоски (по терминологии Меткалфа, «микроволоски») обычно мельче макроволосков; двуклеточные секреторные волоски легко обламываются; их базальные

Поскольку среди исследованных 70 образцов сорго *S. nervosum* отличается большим числом признаков, мы прежде всего подробно описали этот вид и сравнили его с остальными.

В главной жилке *S. nervosum* на поперечном срезе имеется 3 крупных и до 20 мелких пучков (рис. 1; см. таблицу). У образцов к-1173 и к-1794 есть еще по одному крупному пучку, находящемуся у входа в главную жилку. В адаксиальной эпидерме в зоне главной жилки на поперечном срезе находится до 10 моторных клеток высотой 40—80 мкм.

У некоторых образцов *S. nervosum* (как и у образцов других исследованных видов) на поперечном срезе листа возле пучков встречаются таннины. Они хорошо заметны в виде грубо- или тонкозернистых скоплений или телец различных размеров. Что касается их функции, то таннины следует рассматривать как вещества, защищающие протопласт от обезвоживания; как запасные, связанные не известным пока образом с метаболизмом крахмала и как связанные с образованием и транспортом сахаров; как антиоксиданты и как защитные коллоиды, поддерживающие гомогенность цитоплазмы (Эсау, 1969).

Адаксиальная эпидерма главной жилки, расположенная над склеренхимой, состоит из длинных и коротких клеток часто с очень пористыми оболочками. Короткие клетки почти все опробковевшие, окремневших мало; изредка встречаются клетки с целлюлозными оболочками. Форма коротких клеток бисквитовидная, седловидная, крестовидная, прямоугольная. Расположены они единично или группами по 2, 3, 4. У отдельных образцов (к-2395) встречаются ряды чередующихся бисквитовидных и крестовидных клеток.

Короткие одноклеточные волоски встречаются над главной жилкой довольно редко. Одно- и двуклеточные единичные секреторные волоски в этой зоне отмечены лишь у образцов к-1173 и к-1257 из Японии. Иногда по краю этой зоны встречаются более мелкие толстостенные моторные клетки.

Адаксиальная эпидерма над мелкими жилками состоит из чередующихся опробковевших широких бисквитовидных клеток с зазубренными краями и окремневших крестовидных клеток. Часто в основных клетках откладывается кремний.

Эпидерма зоны перехода к моторным клеткам отличается наибольшим разнообразием анатомических элементов. Короткие клетки здесь обычно крупнее, чем в центральной зоне главной жилки. Тут отмечены также устьица, расположенные в одном разорванном ряду, единичные мелкие одно- и двуклеточные секреторные волоски и булавовидные волоски. Присутствие здесь устьиц свидетельствует о наличии отдельных участков хлоренхимы в массе бесцветной основной паренхимы главной жилки.

Эпидерма зоны моторных клеток главной жилки представлена моторными клетками, расположенными на поперечном срезе веерообразно; короткими опробковевшими клетками с зазубренными краями; одно- и двуклеточными секреторными волосками, более крупными, чем в эпидерме над мезофиллом; одноклеточными волосками булавовидной формы (рис. 2, *6*, см. вклейку). Самые длинные из них достигают 132 мкм. Густое опушение в этой зоне отсутствует, но имеется много коротких клеток, часто расположенных по 2—3.

С помощью микрохимических реакций удалось установить наличие в моторных клетках алкалоидов, растворенных в клеточном соке (выпадение полукристаллического-полуаморфного осадка под влиянием пикриновой кислоты). В моторных клетках встречаются глюкозиды в виде овальных включений и друз.

Кремний откладывается в оболочках основных клеток, в сопровождающих клетках устьиц и в трихомах, расположенных по краю листа.

клетки по сравнению с дистальными более толстостенные и склерефицированны. Волоски служат для секреции веществ неизвестного происхождения.

Рис. 1. Поперечный срез листа *Sorghum nervosum* в зоне главной жилки.

зпмк — зона перехода к моторным клеткам, *кнв* — мощное крахмалоносное влагалище у мелких пучков, *мк* — моторные клетки, *мкс* — метаксилемные сосуды, *п* — паренхима, *скл* — склеренхима, *скло* — склеренхиматозная обкладка у крупных пучков, *ф* — флоэма.

Основные признаки листовой анатомии культурных видов рода *Sorghum* (средние данные для всех исследованных образцов каждого вида)

Вид	Число проводящих пучков в главной жилке		Моторные клетки в зоне главной жилки на поперечном срезе		Секреторные волоски							Морфологические типы одноклеточных (несекреторных) волосков
					одноклеточные		двуклеточные					
	крупные	мелкие	число	высота (мкм)	форма	длина, мкм	форма дистальных клеток	соотношение длин дистальной и базальной клеток (пределы варьирования)	длина, мкм	трехклеточные	многоклеточные	
S. nervosum	3	20	10	44—72	От широкозакругленной до куполовидной	—	От широкозакругленных до куполовидных	2 : 5, 3 : 4	40—68	Имеются	Имеются	Булавовидные
S. durra	5—7	18—32	13	40—88	Суженная	32—60	Суженные	2 : 1, 3 : 1, 4 : 1	48—60	Много	Много у отдельных образцов	Мягкие, расширенные в основании Жесткие, расширенные в основании Жесткие с округлым или квадратным основанием Мощные, с окремневшим расширенным основанием и заостренной опробковевшей верхушкой Крупные волоски с основанием в виде треугольника

Вид	Число проводящих пучков в главной жилке		Моторные клетки в зоне главной жилки на поперечном срезе		Секреторные волоски							Морфологические типы одноклеточных (несекреторных) волосков
					одноклеточные		двуклеточные			трехклеточные	многоклеточные	
	крупные	мелкие	число	высота (мкм)	форма	длина, мкм	форма дистальных клеток	соотношение длин дистальной и базальной клеток (пределы варьирования)	длина, мкм			
S. caffrorum	5—7	19—21	19	60—76	»	32—48	»	10 : 7, 3 : 2, 7 : 4, 12 : 5	60—68	Имеются	Имеются	Волоски с мощным окремневшим основанием и заостренной верхушкой Волоски с мощным основанием и с очень маленькой заостренной верхушкой Мощные волоски с основанием в виде треугольника
S. guineense	3 (1.6)	20	8	40—64	»		Суженные, деформированные	2 : 1, 7 : 3	—	»	»	Притупленные шипики и крючки

П р и м е ч а н и е. Волоски изучались в зоне моторных клеток, расположенных в эпидерме главной жилки листа.

Секреторные волоски одно-дву-трехклеточные и многоклеточные. В отличие от других видов одноклеточные секреторные волоски сорго *S. nervosum* имеют куполовидную форму, а двуклеточные характеризуются широкозакругленной формой дистальной клетки; последняя значительно короче базальной (соотношение этих клеток составляет 2 : 5 или 3 : 4). И лишь у образца к-1257 отмечены также единичные волоски, у которых базальная клетка короче дистальной. В зоне моторных клеток главной жилки встречаются самые длинные двуклеточные волоски — до 40—68 мкм, а над зоной мезофилла между 2-й и 3-й жилками длина их не превышает 24—28 мкм.

Адаксиальная эпидерма над мезофиллом представлена моторными, основными, короткими опробковевшими и окремневшими клетками, одно-дву-трехклеточными и многоклеточными секреторными волосками и устьицами, расположенными в разорванных рядах. Опробковевшие клетки по ширине часто равны основным клеткам. В последних присутствуют друзы глюкозидов. Соединяются основные клетки или непосредственно друг с другом, или с помощью коротких клеток и секреторных волосков.

В абаксиальной эпидерме, расположенной над мезофиллом, присутствуют все вышеуказанные элементы, кроме моторных клеток, трехклеточных и многоклеточных волосков. Здесь отмечается наибольшее разнообразие опробковевших клеток: бисквитовидные с зубчатыми краями, иногда с заостренными концами; крупные клетки неправильной прямоугольной формы с зазубренными (зубчатыми) краями; корончатые клетки. Все эти клетки могут встречаться группами по 2—4. В этой зоне наиболее часто встречаются двуклеточные волоски. Длина их 18—24, у образца к-1730 — 28—40 мкм.

В абаксиальной и адаксиальной эпидерме над мезофиллом у *S. nervosum* значительно чаще, чем у других видов, встречаются деформированные устьица. Деформация их выражается в уменьшении размеров, изменении размеров одной из сопровождающих клеток, смещении сопровождающих клеток по отношению к замыкающим, в отсутствии одной или обеих сопровождающих клеток, возникновении сближенной пары устьиц, расположенных друг над другом, и в их смыкании внешними стенками; это наблюдается и у других злаков, например у *Zea mays* (Слепян, 1971).

S. durra (Forsk.) Stapf s. l.

По сравнению с *S. nervosum* главная жилка более мощная; она включает 5—7 крупных пучков и 18—32 мелких. Исключение составляют лишь 2 образца (к-961 из Турции и Майло 183 из США), имеющие более мелкую главную жилку, состоящую из 3 крупных и 15 мелких пучков. В зоне главной жилки находится до 13 моторных клеток на поперечном срезе. Наименьшее число моторных клеток (6) отмечено у образцов из Средней Азии (Гиссарское сорго, к-856 и Катты-Бош к-2133). Если в жилке насчитывается 6 моторных клеток, то малое число их компенсируется либо увеличением высоты последних до 72—80 мкм (как у упомянутых образцов к-856 и к-2133), либо вклиниванием полосы более мелких, но толстостенных моторных клеток в зону главной жилки (к-2133), либо увеличением числа моторных клеток (от 9 до 18) в последующем по отношению к главной жилке ряду эпидермы (к-2512, к 3552).

Высота моторных клеток у одного и того же образца этого вида может колебаться в зависимости от числа их в ряду. Если моторных клеток в ряду мало, они крупнее, и наоборот. Например, у образца к-2788 из Эритреи с одной стороны жилки насчитывается 5 клеток высотой 72 мкм, а с другой стороны жилки 8 клеток, но более мелких — 60—64 мкм. То же самое наблюдается и у образцов к-929 и И-291184/273.

Для некоторых образцов (к-183, к-753, к-1476, к-3535, к-3552) характерен неодинаковый размер моторных клеток в одном и том же ряду; одна клетка может почти в 2 раза превосходить соседнюю. Например,

если у образца к-753 высота мелких клеток 40—44 мкм, то у более крупных клеток из этого же ряда — 76 мкм. Самые крупные моторные клетки отмечены у образцов из западного Китая: у к-929 высота самых крупных клеток равна 88, а к-1206 — 80 мкм. У образца к-929 моторные клетки расположены в значительных углублениях сильно гофрированной поверхности адаксиальной эпидермы.

В отличие от *S. nervosum* в моторных клетках *S. durra* часто встречаются крупные округлые включения эфирных масел и глюкозидов.

Наряду с уже описанными моторными клетками в зоне главной жилки бывают и более толстостенные, более мелкие моторные клетки (к-753, к-2133). Поскольку *S. durra* отличается большой полиморфностью, представит интерес изучение его анатомии на уровне подвидов.

Одноклеточные волоски этого вида характеризуются большим разнообразием морфологических типов (см. таблицу, рис. 2). Часто встречаются очень длинные (до 800 мкм) изогнутые, мягкие волоски, расширенные в основании, с опробковевшим или окремневшим основанием (окремнение — приспособление к светорассеянию), что отмечено у образцов к-753, к-929 и к-1243 (рис. 2, *1*). Другой морфологический тип — жесткие волоски разных размеров (рис. 2, *2—4*). Есть заостренные жесткие волоски с почти округлым основанием (к-710, к-717, к-1917, к-2788, к-3499; рис. 2, *2*). По краям главной жилки и над мелкими жилками встречаются мощные волоски с расширенным окремневшим основанием и заостренной опробковевшей верхушкой (к-753, к-1243 и к-3552 — рис. 2, *3*); притупленные на верхушке крупные шипы (к-2788) и притупленные шипики (к-1243). Над мелкими жилками такие шипы идут в одном ряду с короткими клетками, седловидными или крестовидными. Третий морфологический тип — очень длинные жесткие волоски, суженные или расширенные в основании, иногда отмечаются у образцов к-961, к-1206, к-1251 и к-3552 (рис. 2, *4*). Эти волоски самые длинные (до 800 мкм) у к-1206. Такой тип волосков встречался и у образцов *S. caffrorum*. Четвертый тип — волоски с почти квадратным основанием; у образцов к-1344 и к-705 они достигают 840 мкм. Пятый тип встречался реже других — крупные (до 480 мкм) волоски с основанием, контуры которого напоминают треугольник (к-3335 из Индии). Такой же тип волосков отмечен и у отдельных образцов *S. caffrorum* (к-1738 — рис. 2, *5*). Встречаются заостренные волоски, округлые в основании и сильно оттянутые на верхушке (к-1476).

Для некоторых образцов характерно сочетание двух или трех морфологических типов волосков (к-717, к-961, к-1243, к-3552 и др.). У некоторых образцов обилие шипиков приурочено к адаксиальной эпидерме главной жилки (к-753, к-961, к-1647 и к-1917) и мелких жилок, изредка — к абаксиальной эпидерме, расположенной над мезофиллом (к-753, к-1476, к-2696, к-3499). У отдельных образцов отмечено одновременно обилие одноклеточных волосков в зоне моторных клеток, большое количество шипиков в зоне жилки и полное исчезновение секреторных волосков — индикаторов увлажнения. Например, у образцов к-753, к-1206, к-1476 и к-3499 секреторные волоски почти отсутствуют. В условиях повышенной влажности резко возрастает количество секреторных волосков, а крупные одноклеточные волоски встречаются единично по краю жилки. Это хорошо видно на оригинальном образце к-4219 из Мавритании. Секреторные волоски *S. durra* одно-дву-трехклеточные и многоклеточные. Длина одноклеточных волосков колеблется от 32 до 60, длина двуклеточных — от 48 до 60 мкм. У двуклеточных волосков отношение дистальной клетки к базальной (систематический признак паникоидных злаков — Metcalfe, 1960) всегда выражается неправильной дробью; это свидетельствует о том, что длина дистальной клетки больше, чем у базальной. Иногда дистальная клетка превышает базальную по длине почти в 4 раза (образцы из Китая). Дистальная клетка всегда с суженным апексом, и лишь у гибридного образца к-1917 апекс слегка закругленный.

Трехклеточные волоски 56—70 мкм (рис. 2, *2*) отмечены у образцов к-705, к-717, к-961, к-1235, к-2788 и др.

У всех образцов рассматриваемого *S. durra* встречаются многоклеточные секреторные волоски (табл. 2, *7*), функциональное значение которых подробно рассматривается в работе Е. А. Мирославова (1974).

Окремневшие клетки в абаксиальной эпидерме, расположенной над мезофиллом, как правило, отсутствуют и отмечены лишь у индийского образца к-3535.

Обилие шипиков в адаксиальной эпидерме главной жилки характерно для образца к-753 из Палестины и к-961 из Турции.

Два ряда шипов по краю листа отмечены у образца к-1917 Майло: один ряд на верхней поверхности края листа, другой — на нижней.

В клеточном соке эпидермальных клеток над жилками обнаружен в растворенном состоянии антоциан, придающий фиолетовую окраску различным частям растения, особенно сильно подвергающимся освещению (Прозина, 1960). Интенсивная фиолетовая окраска листа наблюдается у дикой формы И-306815/508/0 из Эфиопии.

S. caffrorum (Retz.) Beauv. s. l.

На поперечном срезе через главную жилку имеется 5 крупных пучков и 19—21 мелких; лишь у образца к-4007 из Замбии пучков больше — 7 крупных и 27 мелких. На границе главной жилки располагается еще по одному крупному пучку. Центральный склеренхимный тяж главной жилки широкий, но невысокий (136—160 мкм). В этой жилке на поперечном срезе насчитывается до 19 моторных клеток; среди них преобладают клетки высотой 60—76 мкм. Если таких клеток в ряду много, то их высота меньше, и наоборот. В адаксиальной эпидерме главной жилки преобладают толстостенные клетки до 8 мкм толщиной. Короткие клетки высокие, большей частью узкие или крестовидные, реже седловидные и гантелевидные.

Для образцов из Южной Африки в моторных клетках характерны очень крупные округлые включения эфирных и реже — жирных масел.

В тех случаях, когда включений в моторных клетках много, одноклеточных волосков очень мало.

У *S. caffrorum* бывают одноклеточные волоски трех типов (см. таблицу): 1) мощные (до 400—600 мкм длины) с заостренной верхушкой и расширенным основанием, контуры которого напоминают треугольник (рис. 2, *5*); 2) такой же длины заостренные волоски с сильно развитым окремневшим основанием; 3) волоски с сильно развитым основанием и очень маленькой заостренной верхушкой. Эти волоски чаще встречаются над жилками, чередуясь с короткими клетками и образуя с ними ряд.

Крупные одноклеточные волоски приурочены к границе главной жилки с зоной моторных клеток. Кроме крупных одноклеточных волосков, в эпидерме *S. caffrorum* встречаются мелкие заостренные шипики.

Секреторные волоски одно-дву-трех- и многоклеточные. Одноклеточные волоски имеют 32—48 мкм в длину. Двуклеточные волоски 60—68 мкм длиной; они отличаются суженной дистальной клеткой, более длинной, чем базальная. Отношение дистальной клетки к базальной выражается неправильной дробью — 10 : 7, 3 : 2, 7 : 4, 12 : 5, и лишь в единичных случаях это соотношение 1 : 1; таким образом, дистальная клетка у *S. caffrorum*, как правило, значительно длиннее базальной.

S. guineense Stapf s. l.

В отличие от рассмотренных видов у *S. guineense* узкие листья; в главной жилке, как правило, 3 крупных пучка и до 20 мелких; у отдельных образцов (И-0289108/292 и к-3105) главная жилка еще мельче — с одним крупным пучком и несколькими (до 10) мелкими; только у образца к-1387 из Индии 6 крупных пучков и 22 мелких. Среди одноклеточных волосков

преобладают притупленные шипики и крючки (см. таблицу); реже встречаются заостренные шипики. Крупные (до 42 мкм) заостренные шипики у образца к-1387 из Индии встречаются среди моторных клеток, а у образца к-2144 (гибрид между *S. guineense* и *S. durra*) — в адаксиальной эпидерме главной жилки. Иногда нижняя часть шипика окремневшая, а верхняя — опробковевшая (к-2144).

У двуклеточных волосков этого вида дистальная клетка особенно тонкая, деформированная, часто обломана. Отмечены и трехклеточные волоски (к-1103, к-3105). Число моторных клеток в зоне главной жилки — 8, высота их — 40—64 мкм. У образца к-1387 из Индии этих клеток до 15. Среди образцов *S. guineense* к-3254 из Нигерии, отличающийся овсяновидными колосковыми чешуями (особая форма), имеет очень узкие эпидермальные клетки (20 мкм ширины) и очень мелкие шипики.

Эпидерма суданской травы *S. sudanense* (все образцы из СССР) не отличается такой дифференциацией, как у рассмотренных, длительно возделываемых видов. В зоне моторных клеток одноклеточные волоски почти отсутствуют, секреторных волосков мало, очень мало коротких клеток; соединение основных клеток осуществляется без посредства коротких клеток и двуклеточных волосков. Среди моторных клеток преобладают прямоугольные, но встречаются и 5—6-угольные. Отсутствует пористость стенок клеток. На поперечном срезе через главную жилку видны 3—4 крупных пучка и до 20 мелких, но есть у отдельных образцов (к-222, к-244) в главной жилке 5—7 крупных пучков. Моторных клеток в зоне главной жилки 7—10.

Чтобы выявить всю амплитуду изменчивости анатомических признаков, предполагается исследовать образцы этого вида из тропических стран.

Итак, всем изученным нами видам *Sorghum* свойственны следующие особенности листовой анатомии.

1. Обилие волосков с окремневшим основанием или с окремневшей верхушкой; в адаксиальной эпидерме над жилками очень много коротких окремневших клеток, выполняющих функцию светорассеяния; наличие включений алкалоидов, глюкозидов, жирных и эфирных масел, защищающих протопласт клеток от перегрева и играющих роль фитонцидов; большое количество водозапасающих моторных клеток в адаксиальной эпидерме. Особенно резко все указанные признаки проявляются у образцов *S. durra* и южноафриканских образцов *S. caffrorum* как реакция на суровые экологические условия.

Секреторные волоски одно-дву-трех- и многоклеточные. У исследованных видов, за исключением *S. nervosum*, длина дистальной клетки двуклеточных волосков превышает базальную и имеет суженный апекс. Одноклеточные секреторные волоски сужены на верхушке (кроме волосков *S. nervosum*).

2. Наиболее крупными главными жилками листа отличаются *S. caffrorum* и *S. durra*; в них до 5—7 крупных пучков и 18—32 мелких. *S. guineense* и *S. nervosum* характеризуются более мелкими главными жилками в основном с тремя крупными и 20 мелкими пучками. Это различие связано с более суровыми условиями, в которых возделываются первые два вида.

3. Среди исследованных видов *S. nervosum* резко выделяются комплексом признаков эпидермы: булавовидные одноклеточные волоски; куполовидные одноклеточные секреторные волоски; дистальные клетки у двуклеточных волосков от широкозакругленных до куполовидных на верхушке; длина базальных клеток больше, чем дистальных; закругленные или слегка притупленные на верхушке одноклеточные волоски, расположенные по краю листа.

4. Для полиморфного вида *S. durra* характерно большое разнообразие морфологических типов одноклеточных волосков: длинные мягкие и жесткие, расширенные и суженные в основании; шипы всех размеров, заостренные или притупленные на верхушке, и с основанием, контуры которого

близки к окружности, квадрату или треугольнику; крупные округлые включения эфирных масел или глюкозидов в моторных клетках многих образцов.

5. У *S. caffrorum* преобладают жесткие одноклеточные волоски различной длины, реже — шипы. Для образцов из Южной Африки характерны очень крупные включения эфирных и жирных масел в моторных клетках; в том случае, когда они имеются, одноклеточных волосков очень мало.

6. *S. guineense* характеризуется очень тонкой, часто деформированной дистальной клеткой у двуклеточных волосков и притупленными, реже заостренными на верхушке мелкими шипиками.

7. По сравнению с культурными видами эпидерма *S. sudanense* имеет более простое строение: почти отсутствуют одноклеточные волоски, очень мало секреторных волосков и коротких клеток, не наблюдается пористости стенок клеток; все это объясняется однородностью экологических условий возделывания (все исследованные образцы из СССР).

ЛИТЕРАТУРА

И в а н ю к о в и ч Л. К., Е. С. Я к у ш е в с к и й. (1973). Анатомическое строение листа некоторых видов сорго (*Sorghum* Moench subgen. *Sorghum*). Бот. ж., 58, 7. — М и р о с л а в о в Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — П р о з и н а М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — С л е п я н Э. И. (1971). Тератология устьичных аппаратов (на примере устьичных аппаратов *Zea mays* L., зараженной *Ustilago maydis*). Бот. ж., 56, 8. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — J a c q u e s - F e l i x H. (1958). Notes sur les graminess d'Afrique Tropicale. Structure foliaire, ecologie et systematique. J. d' agricult. Tropicale. Bot. Appliquée, 5, 12. — M e t c a l f e C. R. (1960). Anatomy of the monocotyledons *Gramineae*.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

Получено 10 X 1975.

УДК 582.26 : 631.472.74 : 582.998.2

Ж. Ф. Пивоварова, Д. И. Берман

О КОНЦЕНТРАЦИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В РИЗОСФЕРЕ ПОЛЫНЕЙ

G. F. P I V O V A R O V A, D. I. B E R M A N. ON THE DIATOM ALGAE CONCENTRATION IN RHIZOSPHERE OF *ARTEMISIA*

Обследованы ризосферные группировки водорослей ряда видов растений — *Artemisia santolinifolia*, *A. pubescens*, *A. compacta*, *Festuca lenensis*, *Veronica incana*, *Orostachys spinosa*, *Stipa capillata*, *Lasiagrostis splendens* на степных участках северо-восточной Якутии и Тянь-Шаня. Диатомовые присутствовали в ризосфере всех исследованных растений, но максимальное видовое разнообразие и доминирование отмечены в ризосфере полыней и чия.

Известно, что в ризосфере высших растений формируются группировки микроскопических водорослей, несколько отличные от группировок внеризосферной почвы (Штина, Голлербах, 1976). Большая численность и иная степень развития отдельных групп водорослей в ризосфере высшего растения по сравнению с почвой без корней отмечены Э. А. Штиной с соавторами (1964), Л. Н. Новичковой-Ивановой (1968), М. М. Голлербахом и Э. А. Штиной (1969) и другими исследователями.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы по почвенным водорослям ризосферы ряда растений горных степей северо-восточной Якутии (верхнее течение р. Индигирки) и Тянь-Шаня (Иссык-Кульская и Ат-Башинская котловины) позволяют отметить определенную связь между полынями и диатомовыми водорослями.

Описания этих территорий наиболее полно даны в работах В. А. Шелудяковой (1938), М. Н. Караваева и Л. А. Добрецовой (1964), Ж. Ф. Пивоваровой (1974) и др.

Образцы прикорневой почвы помещали в стерильные пакеты и подсушивали. Культивирование собранных образцов проводили в чашках Петри с добавлением дистиллированной воды. На увлажненную поверхность почвы помещали покровные стекла. Дополнительно использовали среду Кнопа. Подсчет числа клеток и определение биомассы проводилось методом С. Н. Виноградского в модификации Э. А. Штиной.

Как мы отмечали ранее, альгофлора почв степных участков Якутии (Пивоварова и др., 1975) имеет отчетливый степной облик и может быть охарактеризована доминированием формидиево-микроколиевого комплекса, свойственного почвам каштанового ряда.

Формидиево-микроколиевый комплекс в наиболее полном виде выражен под типчаком *Festuca lenensis*, где он представлен следующими видами: *Phormidium uncinatum*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Schizothrix friesii*, *Sch. lardacea* f. *lardacea*; здесь многочисленны также одноклеточные зеленые водоросли *Chlorella terricola* и *Chlorella* sp., и лишь единично отмечены диатомовые водоросли-убиквисты: *Navicula mutica*, *Pinnularia borealis*, *Diatoma vulgare*.

В ризосфере полыней зеленых водорослей немного; доминирующее положение занимают синезеленые и диатомовые. Присутствие большого количества диатомовых резко отличает полыни от других обследованных растений.

Под *Artemisia santolinifolia* синезеленые представлены в основном видами рода *Phormidium* (*Ph. molle*, *Ph. dimorphum*) и *Nostoc punctiforme*, а зеленые и желтозеленые — одноклеточными формами (*Chlorella terricola* и некоторыми другими). Огромное количество встреченных здесь диатомей и их пустых панцирей принадлежит к пяти видам: *Navicula mutica* var. *nivalis*, *Pinnularia borealis*, *Gomphonema constrictum*, *Diatoma vulgare*, *Hantzschia amphioxys*. В аналогичных образцах, взятых в 1973 г., была определена биомасса. Оказалось, что биомасса диатомей составляет 72 мг на 1 г почвы и более чем вдвое превосходит суммарную биомассу всех прочих водорослей (15 видов).

В ризосфере *Artemisia pubescens* развивается формидиево-микроколиево-диатомовый комплекс; желтозеленые практически отсутствуют. Роль диатомей в нем еще больше — биомасса их достигает 142 мг/г почвы, в то время как синезеленых — лишь 50 мг/г, а зеленых и желтозеленых (вместе) — 4 мг/г; число пустых панцирей диатомей превышает 1200 тыс./г.

Как видно из таблицы, диатомовые водоросли присутствуют в ризосфере всех исследованных растений Якутии и на Тянь-Шане, но доминантами они являются под полынями и чием. На светлокаштановых сильно загипсованных почвах урочища Тору-Айгыр (Иссык-Кульская котловина) диатомеи в массе встречены под *Artemisia compacta*, тогда как под ковылком *Stipa capillata* ни один из 6 видов диатомей не входит в число доминантов. В урочище Ат-Баши (темнокаштановые почвы) под тем же видом полыни при общем увеличении количества видов водорослей (до 43) в числе доминирующих оказываются лишь 3 вида синезеленых (из 27) и 4 вида (из 8) диатомовых.

Показательно сравнение комплекса водорослей в образцах прикорневой почвы ковылков (*S. caucasica*), одни из которых взяты в ассоциации с преобладанием полыни *Artemisia compacta*, а другие в ассоциации с преобладанием *S. capillata*. В ризосфере ковылка с тырсового участка ни один из четырех зарегистрированных видов диатомей не развивается в массовом количестве; под ковылком же с полынного участка доминантный комплекс, состоящий из синезеленых водорослей, включает один вид диатомей (*Navicula mutica*).

Состав диатомовых водорослей ризосферы полыней, насчитывающий 20 видов, довольно пестр. *Hantzschia amphioxys*, *Pinnularia borealis*, *Diatoma vulgare* — несомненные убиквисты, почти повсеместно входящие

Распределение видов микроскопических водорослей в ризосфере некоторых видов растений

Отделы и виды водорослей	Место и время взятия проб												
	Якутия						Тянь-Шань						
	урочище Балаганнах (1971, август)						урочище Тору-Айгыр (1970, август)			урочище Ат-Баши (1969, август)			
	Artemisia santolinifolia	*Artemisia pubescens*	*Festuca lenensis*	*Veronica incana*	*Orostachys spinosa*	участки без растений	*Artemisia compacta*	*Stipa capillata*	участки без растений	*Artemisia compacta*	*Stipa* * *caucasica*	*Stipa* ** *caucasica*	*Lasiagrostis splendens*
Всего видов	20	20	28	23	29	17	30	42	37	43	20	34	47
В том числе:													
Cyanophyta	9/3	13/3	15/3	6/1	12/4	6/3	22/4	28/6	29/3	27/3	11/3	12/2	22/3
Chlorophyta	3/0	3/0	4/2	10/3	9/1	4/1	1/0	3/0	2/0	4/0	3/0	10/0	10/0
Xanthophyta	3/0	0/0	5/0	4/0	3/1	6/2	0/0	5/1	1/0	3/0	1/0	7/0	4/0
Euglenophyta	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0	1/0	0/0	1/0	0/0
Bacillariophyta	5/5	4/2	3/0	4/0	5/0	1/0	7/2	6/0	3/0	8/4	5/1	4/0	11/2
Hantzschia amphioxys	+++	+++	—	+	+	—	—	+	—	+++	++	+	+++
Diatoma vulgare	+++	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
Pinnularia borealis	+++	—	+	—	+	—	++	+	+	+++	+	+	+
Gomphonema constrictum var. *constrictum*	+++	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
Navicula mutica var. *nivalis*	+++	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Pinnularia lata	—	+++	—	++	—	—	+	+	—	—	+	+	+
Synedra superba	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+++	—	—	—
Navicula mutica var. *mutica*	—	—	—	+	+	—	+++	+	+	+++	+++	+	+++
Gomphonema acuminatum	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—
Nitzschia palea	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
Pinnularia microstauron	—	—	—	—	—	—	+++	—	—	—	—	—	—
Stephanodiscus hantzschii	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Pinnularia borealis var. *brevicostata*	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
P. viridis	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Cymbella sp.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Diatoma sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Pinnularia interrupta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Navicula mutica var. *ventricosa*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Cyclotella küetzingiana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Gomphonema constrictum var. *capitatum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Примечание. * — на полынном участке, ** — на тырсовом участке; +++ — доминанты, ++ — субдоминанты, + — сопутствующие виды. Числитель — общее число видов, знаменатель — число доминирующих видов.

в состав доминантных группировок под полынями и в Якутии, и на Тянь-Шане. Обращает на себя внимание *Navicula mutica*, представленная вариацией var. *nivalis* в Якутии (отсутствие ряда видов в Якутии по сравнению с Тянь-Шанем может оказаться следствием недостатка материала).

Приводимые данные свидетельствуют о более интенсивном развитии диатомей в ризосфере полыней на почвах каштанового ряда по сравнению с ризосферой злаков и некоторых других растений. Интенсивность развития проявляется в увеличении и видового разнообразия диатомей, и их численности.

Доминирование диатомей в прикорневой зоне под чием *Lasiagrostis splendens* на Тянь-Шане и участие их в качестве содоминантов в альгофлоре ризосферы *Veronica incana* указывают на возможность концентрации под различными видами растений.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли.— Караваев М. Н., Л. А. Добрецова. (1964). Краткий очерк растительности реки Неры в ее нижнем течении (бассейн Верхней Индигирки). Бот. ж., 49, 11. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1968). Водоросли в ризосфере. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организации ризосферы. — Пивоварова Ж. Ф. (1974). Сравнительная характеристика альгосинузий под некоторыми растениями горных степей Иссык-Кульской котловины Тянь-Шаня и юго-восточного Алтая. Изв. СО АН СССР, 5. — Пивоварова Ж. Ф., Д. И. Берман, В. И. Волковинцер. (1975). О флоре микроводорослей степей Якутии. В кн.: Ботанические исследования в Якутии. — Шелудякова В. А. (1938). Растительность бассейна реки Индигирки. Сов. бот., 4—5. — Штина Э. А., Л. А. Байрамова, Г. Н. Перминова, А. Н. Третьякова. (1964). Взаимодействие между почвенными водорослями и высшими растениями. Докл. к Междунар. конгрессу почвоведов, М. — Штина Э. А., М. М. Голлербах. (1976). Экология почвенных водорослей.

Новосибирский государственный педагогический институт
и
Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, г. Магадан.

Получено 7 VIII 1975.

УДК 631.175 : 582.475.4 : 634.948 (470.1.25)

Л. Е. Астрологова

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ НИЖНИХ ЯРУСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В СОСНЯКЕ ЧЕРНИЧНОМ СВЕЖЕМ СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЫ ТАЙГИ В АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

L. E. ASTROLOGOVA. BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF THE LOWER LAYER VEGETATION IN PINE BILBERRY FRESH STAND OF MIDDLE TAIGA SUBZONE, ARCHANGELSK REGION

Фитомасса растений напочвенного покрова в сосняке черничном свежем в условиях Плесецкого района Архангельской области составляет 50 ц/га сухого вещества. Черника — доминант травяно-кустарничкового яруса — образует более 50% запасов. Сезонные наблюдения за развитием растительной массы показали, что максимум ее накапливается в конце июля. Общий прирост надземной части растений напочвенного покрова равен 23% биомассы.

Сведения о запасах стволовой древесины в лесных сообществах довольно разнообразны и многочисленны. Этого нельзя сказать о всей массе растений древесного, кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, особенно в отношении лесов тайги европейской части СССР. Между тем неиспользуемые части деревьев и растений нижних ярусов часто имеют

пищевое, лекарственное и техническое значение. Многие авторы подчеркивают, что для выявления особенностей круговорота органического вещества в лесных сообществах необходим учет всех компонентов ценоза, в том числе растений нижних ярусов, так как в них сосредоточена значительная доля годичного прироста биомассы.

Немногие работы этого направления посвящены северу таежной зоны, в основном ее северной подзоне. Исследования В. И. Левина (1960), К. Н. Манакова (1961, 1962), А. И. Марченко, Е. М. Карлова (1961, 1962), Е. Н. Рудневой, В. Д. Тонконогова и К. Я. Дороховой (1966) в лесах Кольского п-ова и бассейна р. Мезени показали, что запасы фитомассы напочвенного покрова в ельниках и сосняках северной подзоны тайги колеблются от 20 до 50 ц/га, причем доля биомассы растений, составляющих напочвенный покров, к северу увеличивается при общем уменьшении фитомассы ценоза. Прирост ее составляет до 15% от общих запасов. И. В. Забоева, Г. В. Русанова и А. В. Слобода (1973) провели исследования в северной и средней тайге Коми АССР. Они установили, что надземная масса напочвенного покрова северной тайги составляет 47.6, а в средней подзоне тайги — 16 ц/га. Других сведений о массе напочвенного покрова в лесах средней подзоны тайги европейского Севера мы в литературе не нашли.

Биологическая продуктивность сосновых лесов, по условиям произрастания приближающимся к нашим, изучалась в районах южной тайги в Карелии. По данным А. А. Иванчикова (1972) и Т. В. Белоноговой (1972, 1973), растительная масса напочвенного покрова в спелых сосняках черничных колеблется от 20 до 60 ц/га в зависимости от возраста древостоя. Травяно-кустарничковый и моховой ярусы по биомассе находятся в отношении 1 : 1.2.

Наши исследования проводились в сосняке черничном свежем, расположенном на территории учебно-опытного лесхоза Архангельского лесотехнического института (Плесецкий район Архангельской области). Состав древостоя 10С+Лц, Б, Е, VIII класс возраста. В древостое преобладает *Pinus sylvestris* L. Средняя высота деревьев 22 м, средний диаметр стволов 26 см, бонитет IV, полнота 0.6.

Подлесок состоит из *Juniperus communis* L. и *Rosa canina* L. Подрост ели групповой, около 2700 шт./га.

Почва подзолистая, маломощная, глееватая, сформировавшаяся на супеси, подстилаемой тяжелым моренным суглинком. Общее проективное покрытие напочвенного покрова 100%. Наиболее распространенными видами травяно-кустарничкового яруса здесь являются *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. Всего зарегистрирован 21 вид растений. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *V. myrtillus* (покрытие 60%, встречаемость 100%, средняя высота 25 см), *V. vitis-idaea* (покрытие 20%) приурочена к открытым участкам без елового подроста и около полуразложившихся пней. Моховой ярус (проективное покрытие 100%) представлен в основном зелеными мхами, среди которых преобладает *Pleurozium schreberi* (встречаемость 95%).

Корневые системы растений размещаются в основном на глубине 10—15 см. Основная масса корней сосредоточена в подстилке.

Учет биомассы растений проводили методом укосных площадок в течение трех лет (1971—1974). На пробной площади 0.4 га по диагонали закладывались 40 площадок по 0.25 м² в период наибольшего накопления фитомассы растениями напочвенного покрова (конец июля). При определении сезонной динамики запасов фитомассы срезали надземную часть растений нижних ярусов растительности с 20 площадок по 0.25 м² через 10 дней в течение летних месяцев. Срезанная растительная масса разбиралась по видам, высушивалась до постоянного веса при 105° и взвешивалась с учетом надземных и подземных частей.

Общие запасы фитомассы ценоза 1112 ц/га, масса растений напочвенного покрова — 50 ц/га, т. е. составляет незначительную часть массы сообщества (табл. 1 и 2).

ТАБЛИЦА 1

Запасы фитомассы у растений травяно-кустарничкового яруса в сосняке черничном (абсолютно сухой вес, ц/га)

Вид	Надземная часть			Подземная часть			Общий вес		
	1971	1972	1974	1971	1972	1974	1971	1972	1974
Vaccinium myrtillus L.	10.00	9.47	9.90	2.20	1.70	1.50	12.20	11.17	11.40
V. vitis-idaea L.	7.03	8.43	8.04	0.80	0.82	0.81	7.83	9.25	8.85
Calluna vulgaris L.	0.50	0.60	0.75	0.20	0.20	0.20	0.70	0.80	0.95
Deschampsia flexuosa Trin.	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.03
Solidago virgaurea L.	—	—	0.06	—	—	0.20	—	—	0.26
Melampyrum pratense L.	0.02	0.06	—	0.01	0.01	—	0.03	0.07	—
Trientalis europaea L.	0.02	0.01	—	0.06	0.02	—	0.08	0.03	—
Rubus saxatilis L.	0.02	—	—	0.01	—	—	0.03	—	—
Linnaea borealis L.	—	—	—	—	—	—	0.40	0.50	0.31
Lycopodium sp.	—	—	—	—	—	—	0.50	0.30	0.73
Всего:	17.60	18.90	18.76	3.29	2.76	2.72	21.79	22.14	22.53

ТАБЛИЦА 2

Запасы сухого вещества у растений мохового яруса (ц/га)

Вид	Общий вес		
	1971	1972	1974
Pleurozium schreberi	20.10	21.20	19.70
Dicranum undulatum	6.40	4.80	7.30
Hylocomium splendens	2.60	0.96	1.30
Ptilium crista-castrensis	1.20	0.60	0.64
Polytrichum commune	0.06	0.04	0.06
Всего:	30.36	27.60	29.00

На долю травяно-кустарничкового яруса приходится 44%, т. е. 22 ц/га, на долю мохового — 56%. Основную массу в травяно-кустарничковом ярусе образуют черника (52%) и брусника (38%), т. е. ягодные кустарнички, надземная масса которых значительно превосходит подземную (соотношение их равно 4 : 1 при условии, что часть стебля, расположенная в подстилке, относится к надземной части). Роль многолетних трав незначительна (табл. 1).

Поскольку листья ягодных кустарничков являются лекарственным сырьем, было выяснено соотношение веса листьев и стеблей, а также количественно оценены сырьевые запасы этих фракций. Соотношение листьев и стеблей в среднем оказалось равным 3 : 7, причем относительное количество листьев у брусники больше, чем у черники (табл. 3). В целом ягодные кустарнички образуют до 5 ц/га надземной массы. Одну треть этого запаса можно ежегодно заготавливать в качестве лекарственного сырья (Лобанова, Максимова, 1973).

Учет ягод в данном типе леса мы проводили в течение одного года (1974) в том же сообществе на 50 учетных площадках размером 1 м^2. Урожай к 25 VII составил 60 кг/га (C=48%). По данным И. Н. Лукина (1974), в Архангельской области в сосняке черничном урожайность ягод колеблется от 59 до 285 кг/га. В среднем на одном растении черники созревает 7 ягод, а цветков развивается 20, т. е. 65% их опадает.

Одним из существенных показателей биологической продуктивности является величина годичного прироста. Годичный прирост мы определяли

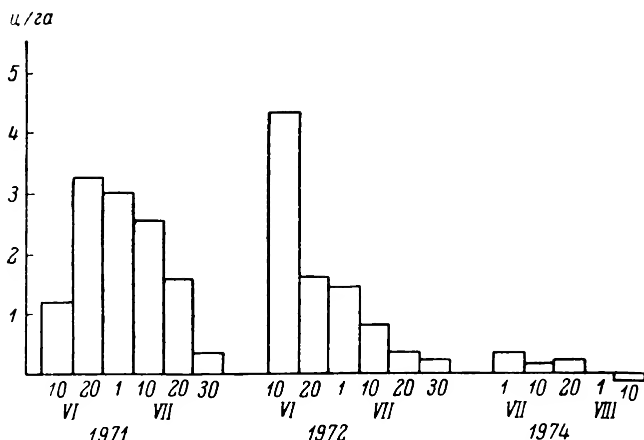


Рис. 1. Прирост надземной фитомассы напочвенного покрова в сосняке черничном.

как процентное отношение веса побегов текущего года к общей надземной массе растений. 90% биомассы травяно-кустарничкового яруса составляют черника и брусника, поэтому прирост мы определяли у этих кустарничков. В 1972 и 1974 гг. (рис. 1) определение годичного прироста надземной массы проводили на модельных растениях, взятых методом случайной выборки (по 100 экземпляров для каждого вида).

Для определения массы прироста побегов текущего года их срезали 25 VII. Прирост биомассы черники составил в 1972 г. 20%, 1974 г. — 29%; прирост брусники соответственно 18 и 30% (табл. 4). Надземная масса травянистых растений возобновляется ежегодно, а кустарнички каждый год дают прирост около 20%; поэтому надземная масса всего травяно-кустарничкового яруса нарастает за сезон в среднем на 4 ц/га.

Чтобы определить период максимального накопления фитомассы ценоза, мы проводили наблюдения за сезонной динамикой сухого веса

ТАБЛИЦА 3

Соотношение веса листьев и стеблей у лесных кустарничков в сосняке черничном (абсолютно сухой вес, ц/га)

Вид	Листья			Стебли		
	1971	1972	1974	1971	1972	1974
Черника	2.40	1.90	2.30	7.20	7.50	7.10
Брусника	2.30	3.30	3.40	4.70	5.13	4.64
Вереск	0.10	0.20	0.33	0.40	0.40	0.42
Всего:	4.80	5.40	6.03	12.30	13.35	12.16

ТАБЛИЦА 4

Средний вес надземной массы одного растения и его побегов текущего года (г)

Вид	Годы	Общий вес			Вес побегов текущего года		
		$M \pm m$	C	P	$M \pm m$	C	P
Черника	1972	2.3±0.03	13.4	1.34	0.45±0.01	25.0	2.5
	1974	2.45±0.083	14.0	5.40	0.57±0.054	2.5	3.3
Брусника	1972	0.82±0.04	43	4.3	0.15±0.004	26.7	2.7
	1974	0.9±0.079	24.2	5.5	0.27±0.007	9.8	2.2

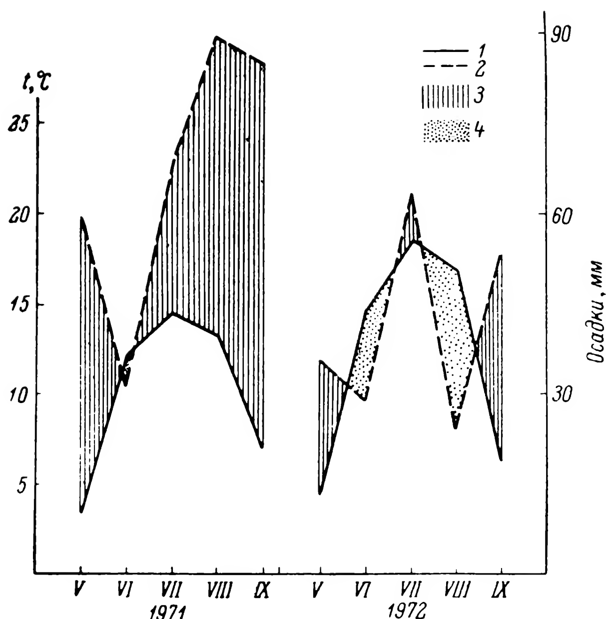


Рис. 2. Климадиаграммы по Госсену-Вальтеру для района ст. Емца (Архангельской обл.), период вегетации 1971—1972 гг.

1 — кривая среднемесячных температур, *2* — кривая осадков (соотношение 10°=30 мм), *3* — влажное время года, *4* — засушливый период.

растений. Нарастание массы в 1971 и 1972 гг. проходило различно (рис. 1). В 1971 г. увеличение массы в течение всего июня проходило более или менее равномерно, в 1972 г. основной прирост отмечен в первую декаду июня. Накопление надземной фитомассы в июле 1971 г. шло в 3 раза быстрее, чем в 1972 г., хотя суммарная величина прироста в 1971 и 1972 гг. различалась незначительно (рис. 1). Колебания в характере нарастания фитомассы связаны с погодными условиями (рис. 2). В 1971 г. май характеризовался температурами ниже 5°, а в июне и июле она была ниже нормы соответственно на 2.7 и на 1.5°. В 1972 г. в последней декаде мая температура была выше 10°, а в июне и июле выше средней многолетней соответственно на 1.6 и 3.3°. Кроме того, в 1972 г. наблюдался некоторый дефицит влаги. Таким образом, соотношение температуры и осадков в 1971 г. было более благоприятным для развития растений напочвенного покрова, чем в 1972 г.

После достижения максимума общая масса сухого вещества растений нижних ярусов в течение некоторого времени существенно не изменяется, о чем свидетельствуют данные, полученные в августе 1974 г.

Двухлетние наблюдения за сезонной динамикой роста напочвенного покрова в сосняке черничном показали следующее: прирост его надземной фитомассы в среднем составляет 23%. Это соответствует данным, полученным при вычислении прироста ягодных кустарничков. Хотя динамика прироста надземной фитомассы напочвенного покрова несколько изменялась по годам, но общие запасы ее оставались более или менее постоянными.

ЛИТЕРАТУРА

Белоногова Т. В. (1972). Продуктивность нижних ярусов растительности сосновых фитоценозов Южной Карелии. В кн.: Научная конференция биологов Карелии, посвященная 50-летию образования СССР. Петрозаводск. — Белоногова Т. В. (1973). Урожайность ягодных кустарничков и запасы лекарственного сырья в сосняках Южной Карелии. В кн.: Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования. Петрозаводск. — Забоева И. В., Г. В. Русанова, А. В. Слобода. (1973). Биопродуктивность ельников-зеленомошников средней и северной тайги Коми АССР. Растит. ресурсы, 9,1. — Иванчиков А. А. (1972). Надземная фитомасса сосняков брусничных Южной Карелии. В кн.: Научная конфе-

ренция биологов Карелии . . ., Петрозаводск. — Левин В. И. (1960). Особенности обмена минеральных элементов между мохово-лишайниково-кустарничковым покровом и почвой в двух типах сосновых лесов Кольского полуострова. Почвоведение, 5. — Лобанова В. Ф., Т. А. Максимова. (1973). Запасы листьев брусники в Южной Карелии. В кн.: Природные ресурсы Карелии. . ., Петрозаводск. — Лукин И. Н. (1974). О неравномерности плодоношения дикорастущих ягод в северной тайге Архангельской области. Материалы научно-технической конференции «Роль молодежи в научно-техническом прогрессе в лесном хозяйстве, улучшение медико-санитарного обслуживания работников лесозаготовительных предприятий». Архангельск. — Манаков К. Н. (1961). Поглощение растительностью минеральных элементов и азота из почвы в лесах Кольского полуострова. Почвоведение, 8. — Манаков К. Н. (1962). Поступление азота и зольных элементов с опадом в лесах Кольского полуострова. Почвоведение, 4. — Марченко А. И., Е. М. Карлов. (1961). Об изучении запасов растительной массы в ельниках-зеленомошниках северной тайги. Бот. ж., 46, 8. — Марченко А. И., Е. М. Карлов. (1962). Минеральный обмен в еловых лесах северной тайги и лесотундры Архангельской области. Почвоведение, 7. — Руднева Е. Н., В. Д. Тонконогов, К. Я. Дорохова. (1966). Круговорот зольных элементов и азота в ельнике-зеленомошнике северной тайги бассейна р. Мезень. Почвоведение, 3.

Архангельский лесотехнический
институт.

Получено 31 I 1976.

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 58 : 910.4 (571.651)

Ю. П. Кожевников

ВНИЗ ПО МАЙНУ И АНАДЫРЮ ОТ ВАЕГИ ДО УСТЬ-БЕЛОЙ (ЧУКОТСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ОКРУГ)

YU. P. KOZHEVNIKOV. DOWN THE MAIN AND ANADYR RIVERS FROM VAEGI TO UST-BELAYA (CHUKOTSK NATIONAL DISTRICT)

О существовании лесов на р. Майн было известно еще в конце прошлого века (Олсуфьев, 1896), но Г. Майдель (1894) в 1866—1870 гг. о них еще не знал. П. И. Полевой (1915) упоминал о лиственничных лесах на Майне как об островных. В 1929 г. обследованием майнских лиственничников занимался В. Ф. Овсянников (1930). Именно он доставил с Майна сеянцы ели, которые были определены В. Б. Сочавой как *Picea ajanensis* (Нейштадт, Тюлина, 1936).[1] Обстоятельное описание лиственничников на Майне было произведено Л. Н. Тюлиной (1936). В. Н. Васильев (1956) прошел по всему Майну, как это следует из геоботанической карты, приложенной к его труду, на которой показан лесной остров в среднем течении Майна.

Таким образом, в ботаническом отношении Майн не был к настоящему времени «белым пятном», однако флора бассейна этой реки никем специально не изучалась. На основе имеющихся данных легко было предвидеть, что во флоре этого района есть много неожиданного, а при спуске по реке могут быть прослежены интересные явления в растительном покрове. Последнее и является предметом настоящего сообщения. Нужно отметить, что спуск по рекам с пересечением крупных природных рубежей дает ценную ботанико-географическую информацию об особенностях этих рубежей. Непродолжительные стоянки для маршрутов (1—3 дня) во время спуска позволяют использовать при характеристике рубежей только позитивные факты (то, что найдено) и большей частью воздерживаться от трактовки негативных данных (того, что не найдено), поскольку имеется немалая вероятность пропуска в наблюдениях. Тем не менее, как показывает опыт, изучение природных рубежей при спуске по рекам (или ином способе передвижения) более целесообразно, чем исследование их методом рядов конкретных флор (Кожевников, 1973), который, однако, имеет свои преимущества.

Схема маршрута по Майну и Анадырю протяженностью более 300 км показана на рис. 1. Работы велись с 21 VII по 24 VIII 1975 г. Спутниками автора были студенты Ленинградского механического института Ю. А. Телегин и С. И. Иголкин.

В среднем течении Майна огромные пространства заняты лиственничниками и болотами, разделяющими массивы леса. Село Ваеги расположено на высокой надпойменной террасе левого берега Майна. С севера

[1] Хотя нам не удалось найти ель, ее нахождение здесь не кажется невероятным и теперь. Однако, учитывая ее реликтовость и, следовательно, узкую локализацию, ель можно найти лишь случайно.

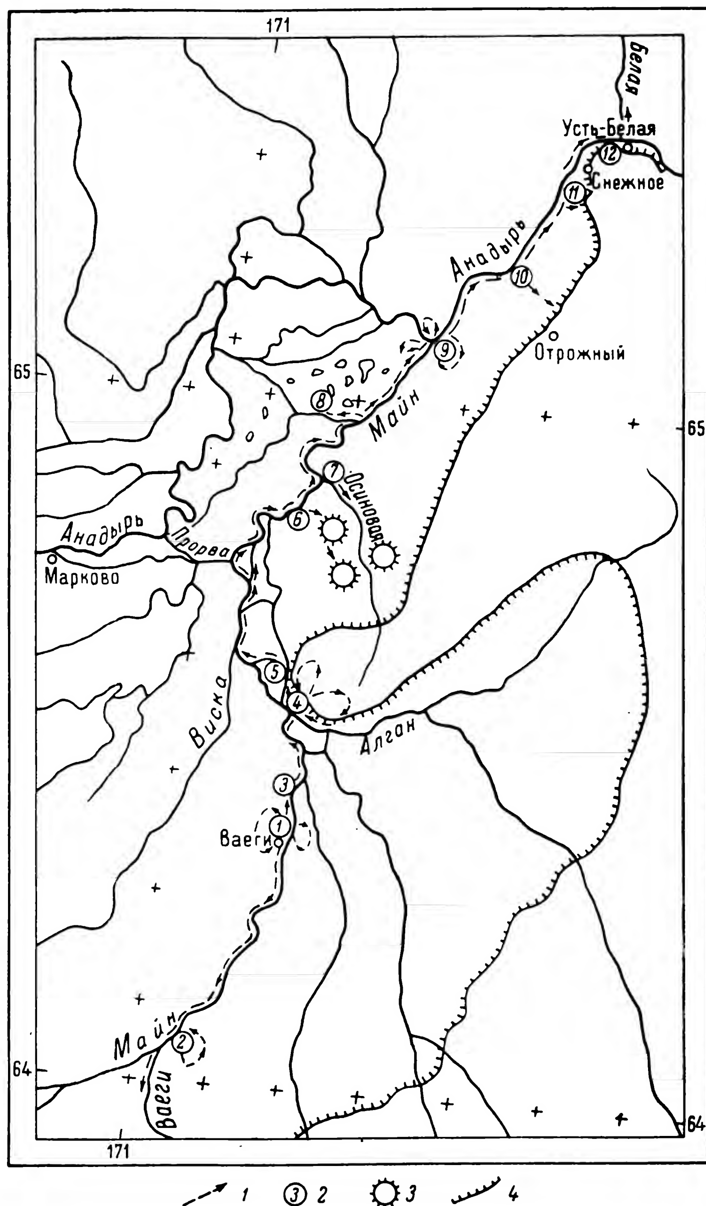


Рис. 1. Карта средней части бассейна Анадыря.

1 — маршрут автора по Майну и Анадырю, *2* — стоянки для работы в окрестностях, *3* — отдельные сопки, *4* — окраины горных массивов.

и запада оно окружено крупным увалом, покрытым зарослями кедрового стланика и редкой лиственницей. Увал заканчивается обрывом к реке, на котором видны выходы легко крошащихся коренных пород.

С самой верхней точки увала (приблизительно 60 м) открывается панорама лесов и кустарниковых зарослей, тянущихся сколь видит глаз. Район среднего течения Майна отличается высокой континентальностью климата, так как он хорошо защищен горами со стороны Берингова моря. Поэтому здесь мы обнаруживаем вполне типичный северотаежный ландшафт, в чем убеждают все особенности биоты. Это — не лесотундра, поскольку в данном районе отсутствуют тундровые формации. Нередко тундрой здесь называют открытые участки, однако они представляют собой точно такие же болота, как и в таежной зоне.



Рис. 2. Типичный вид р. Майн в среднем течении. На переднем плане — пустынный галечник. На противоположном берегу, на террасе — бордюрный ивняк, за ним лиственничник.

Несколько маршрутов убеждают в том, что в отличие от более северных районов Чукотки в среднем течении Майна биогенная (точнее фитогенная) составляющая среды обитания доминирует над абиогенной почти во всех комплексах местообитаний. Исключением являются только речные галечники и сыпучие обрывы к реке.

Сыпучие склоны к реке имеют высоту 20—24 м и угол наклона 45°, а то и более. Поверхность склонов весьма подвижная, и растительность имеет пионерный облик. Эти склоны напомнили мне известняковые (не гипсовые!) склоны на реках Пинежского края в Архангельской области. Сходство не ограничивается внешним видом склонов и их окружением. И здесь и там растут *Erysimum cheiranthoides*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rosa acicularis*, но еще больше сходство на родовом уровне: *Betula*, *Alnus*, *Larix*, *Poa*, *Astragalus*, *Vicia*, *Rubus*, *Artemisia*. Деревья и кустарники на склонах единичны. Это сходство лишний раз свидетельствует о том, что на Майне существует вполне типичный северотаежный ландшафт.

В некоторых местах имеются крупнокаменистые склоны увалов в долину Майна, но не к самой реке. На них массовы папоротники *Dryopteris fragrans* и *Gymnocarpium robertianum*.

Низкие галечники на всем протяжении реки заселены чрезвычайно слабо вследствие могучих паводков. На них селятся *Artemisia kruhsiana*, *Vicia macrantha*, *Astragalus alpinus*, *Chamaenerion latifolium*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Roegneria macroura* и *R. borealis*, обычны также отдельные низкие кусты *Salix schwerinii* и *Populus suaveolens*. Нередко одно растение отделено от другого несколькими десятками метров. Есть и вовсе пустынные на большом протяжении галечники, на которых ничего не растет (рис. 2). Низкие галечники ограничивает по внешнему краю полоса ивняка из *Salix schwerinii* высотой 3—4 м со сплошным ковром хвоща *Equisetum arvense*, это — наиболее характерный «бордюр» низменных берегов вдоль всей реки.

За «бордюром» часто обнаруживается сумрачный ивовый (*Salix udensis*) или ольховый (*Alnus hirsuta*) лес с разреженным крупнотравьем (*Cacalia hastata*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Mulgedium sibiricum*, *Thalictrum minus* ssp. *kemensae*), с обилием *Rosa acicularis* и *Ribes triste*, реже с *Lonicera edulis* или со сплошным ковром *Pyrola incarnata* или же хвоща. Этот лес быстро сменяется тополевником, в котором разнотравные участки

чередуются снова с грушанковыми, хвощевыми и злаковыми. В подобных тополевниках легкие влажные почвы, подстилаемые уже на глубине 10 см песком и галькой, сменяются скелетными песчаными почвами. Одновременно изреживается древостой.

На Майне низкому берегу всегда (кроме выходов увалов к реке) противостоит терраса высотой 4 м (рис. 2). Если поверхностный слой террасы галечный или песчаный, то на ней развиты тополевники, иногда с примесью чозении. Чистых крупных чозенников, таких как в окрестностях села Марково или на р. Белой, на Майне нет, чему трудно найти объяснение.

Если поверхностный слой террасы образован иловатым суглинком, то на ней развиваются ольхово-ивовые, ольховые и тополево-ольховые леса с вкрапленными лиственницами, березами, рябинами и кедровым стлаником. Средняя высота деревьев — 8 м, имеется богатый подлесок, так что продвигаться в таком лесу затруднительно. Против села Ваеги, по правому берегу Майна за полосой подобных приречных лесов начинаются березняки, которые дальше от реки вскоре сменяются лиственничниками. Последние обычно представляют собой редину на болоте. Весьма невзрачные деревья имеют, однако, прирост текущего года у ветвей 10 см и более; они обильно плодоносят. Такой же прирост ветвей у лиственниц характерен и для других местообитаний.

Тополевые леса на сухих террасах в 2 раза выше окрестных 8—10-метровых ольховых и ивовых лесков, реже березняков. Древостой в этих лесах парковый, почва едва выражена, иногда ее нет — только голый слегка уплотненный песок. В таких условиях весьма характерные виды — это *Castilleja rubra*, *Astragalus alpinus*, *A. schelichovii*, *Leymus interior*, *Agrostis clavata*, *Tanacetum boreale*, *Ptarmica alpina*, *Aster sibiricus*, *Festuca rubra*, обилен найденный нами новый вид *Oxytropis* из родства камчатско-охотского *O. glutinosa* и некоторые другие. По сообщению местных жителей, в верховьях Майна встречается мята. По всей вероятности, это — *Mentha sachalinensis*, изолированно произрастающая и на востоке Чукотского полуострова близ горячих источников.

Некоторые старые тополевники расположены не на галечниках, а на значительных возвышениях над рекой или ее протокой. В них много суховершинных деревьев; есть и мертвые гиганты, не падающие благодаря окружающим их живым деревьям, смягчающим силу ветров. Такие тополевники, как правило, злаковые с фоном из *Calamagrostis langsdorffii*, в который вкраплены *Cacalia hastata*, *Urtica angustifolia* и т. д.

Сухостоя, а также суховершинных деревьев много и в лиственничниках. Характерно, что даже молодые деревья засыхают по соседству с одновозрастными процветающими экземплярами. Самые угнетенные листвяги располагаются по болотам, где они похожи на соответствующие сосняки в Ленинградской области. Более мощные листвяги наблюдаются на надпойменных террасах (рис. 2) и сравнительно сухих равнинных участках. Здесь деревья имеют в среднем 8—10 м высоты при среднем диаметре 20 см на уровне груди. В этих листвягах обильны *Betula middendorffii* и крупные кусты голубики.

15—20-метровые листвяги представляют редкость. Они приурочены к сухим возвышенным участкам. Средний диаметр деревьев 15—25 см, но есть экземпляры с диаметром 35 см и более. Сомкнутость крон в таких листвягах также весьма низкая, деревья отстоят друг от друга на 2—4 м. Здесь мощный кустарниковый подлесок из *Salix krylovii*, *S. pulchra* var. *anadyrensis*, *Betula middendorffii*, *B. exilis*, *Alnus fruticosa*. В напочвенном ярусе растут голубика, *Rubus arcticus*, вейник Лангсдорфа, багульник, *Pyrola incarnata* и *Poa alpigena*.

Столь же бедны флористически заросли кедрового стланика, покрывающие крупные площади на склонах увалов. Эти заросли различны по густоте. Среди них есть легко проходимые (обычно в верхних частях увалов), но имеются и почти непроходимые. Местами к стланику густо примешивается березка Миддендорфа, и можно лишь изумляться, сколь плотно заполняется ветвями жизненное пространство. Под такими за-

рослями ничто не может расти, в разреженных встречается *Ledum macrophyllum*.

На некоторых участках склонов увалов заросли стланика уступают место ивнякам с березой и крупнотравьем, в котором обильна малина *Rubus sachalinensis*, а по временным водотокам массовы *Adoxa moschatellina* и *Impatiens noli-tangere*.

По опушкам леса в районе с. Ваеги на песках обнаруживаются своеобразные мезоксероморфные участки типа боровых. Почвы на этих участках мощностью менее 5 см подстилаются гумусированным песком. Имеются латки ксерофитных мхов, и весьма обычны лишайники. Видовой состав высших растений очень сходен с таковым в разреженных тополевых лесах (см. выше). Кроме того, среди константных видов здесь присутствуют в значительном обилии *Pulsatilla dahurica*, *Sedum purpureum*, *Poa filiculmis*, *Potentilla stipularis*, *Erigeron elongatus*, *Equisetum pratense*, *Cerastium arvense*, *Zerna pumpelliana*, *Vicia macrantha*, *Roegneria confusa*. Только на таких участках (но не на всех) растет *Antennaria dioica*. Здесь же обычны мелкие кусты *Pinus pumila* и *Larix cajanderi*, а также одиночные деревца *Salix xerophila*. Даже в таких условиях встречается *Boschniakia rossica*, паразитирующая на корнях ольховника.

С сухих участков тополевники переходят на влажные, где резко возрастает роль кустарников, а ксероморфный напочвенный покров сменяется мезоморфным, переходящим почти без изменения под полог ольхового леса. В этом покрове встречаются *Adoxa moschatellina*, *Trientalis europaea*, *Lonicera edulis*. Местами обильна черная смородина *Ribes dikuscha*.

Уже упоминалось, что крупные чистые чозенники в данном районе отсутствуют, но они широко представлены за пределами района господства тополя. Крупные тополевники сочетаются в растительном покрове с листвягами и ольховыми лесами (и с наличием многих других черт растительности и флоры), тогда как в районах с мощными чозенниками тополь образует в лучшем случае небольшие группы типа колков. Таким образом. распространенный взгляд, что в ходе сукцессионных изменений чозенники сменяются тополевниками, неверен. На самом деле тополевники сменяются чозенниками при некотором уменьшении континентальности климата.

Необходимо упомянуть о существовании настоящей луговой растительности, характерной для лесных зон. Луга обычно расположены близ реки на возвышенной террасе и невелики по площади, поэтому не выкашиваются. Однако выше по реке имеются обширные луга, поддерживаемые ежегодным сенокосом. Растительность лугов составляют преимущественно злаки.

Поскольку в целом ландшафт в среднем течении Майна низменный, то здесь много озер. Это — низинные, карстовые и старичные озера. Последних особенно много вследствие отмирания небольших речек и проток. Подобные озера имеют вытянутую форму. В одном из них близ с. Ваеги найдена *Nymphaea tetragona* (крайнее северо-восточное местонахождение).

Многие озера затягиваются сплавиной. Процесс этот может быть прослежен здесь во всех стадиях. Хорошо заметно, что сплавинообразование идет двумя путями: злаково-осоковым и вахтовым. Неширокие протоки нередко уже полностью покрыты болотной дерниной, на которой начали расти кусты ольховника, *Salix pulchra* var. *anadyrensis*, *S. myrtilloides*. Набор видов на сплавинах и заросших протоках, а также в небольших сырых западинах на террасах отличается замечательным постоянством. Фон, как правило, создает *Carex rhynchophysa*. В значительном обилии растут также *Equisetum fluviatile*, *Cicuta virosa*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Comarum palustre*, *Carex vesicata*, *C. appendiculata*, *C. limosa*, *Caltha arctica*.

Крупные протоки и притоки имеют вязкие илистые берега, иногда лишенные растительности на расстоянии 2—3 м от уреза воды. При некотором повышении берега начинается полоса *Equisetum fluviatile* с *Carex vesicata* и *Caltha arctica*. Изумрудные пятна этой растительности покрывают и днище пересохших проток, и мелководья озер. Если к самой про-

токе идет склон крутизной 25—30 (35)°, то весьма характерной является следующая смена полос растительности: в воде — полоса *Potamogeton alpinus*, по урезу воды — полоса *Arctophila fulva*, чуть выше — *Equisetum fluviatile* с *Carex vesicata*, выше — луговая полоса с *Polemonium acutiflorum*, *Polygonum viviparum*, *Calamagrostis langsdorffii* и т. д. Все эти полосы занимают пространство 4—5 м шириной, при этом луговая полоса уходит под полог ивняков.

Днища давно отмерших водотоков обычно заняты кочкарником из *Carex appendiculata*, который в ряде случаев покрывает склончики долин функционирующих проток. Открытые участки на возвышенных местах, именуемые местными жителями тундрой, на самом деле представляют собой сухие болота, нередко ерниковые, с обилием морошки, голубики и мощных кочек *Carex soczaveana*.

Среди болот наиболее распространены сфагновые с различным микрорельефом и окружением. Для них очень характерны *Oxycoccus microcarpus*, *Smilacina trifoliata*, *Cassandra calyculata*. В мочажинных болотах нередки *Utricularia intermedia*, *U. vulgaris*, *Galium trifidum* s. l.

Показанные особенности растительного покрова характеризуют территорию от пункта, находящегося в 10 км выше слияния рек Майн и Ваеги (рис. 1), до пункта, расположенного приблизительно в 25 км от места слияния Майна и Алгана. Таким образом, лесной «остров» на Майне имеет протяженность свыше 100 км вдоль реки и не приурочен исключительно к пойме. С возвышений можно видеть, что ширина «острова» близ с. Ваеги не менее 30 км, а с Алганских гор видно, что в обе стороны от реки лиственница уходит на несколько десятков километров; «остров» в этом месте имеет ширину около 100 км. На востоке лиственничники достигают предгорий. Является ли майнская тайга островом, как отмечал ранее В. Б. Сочава (1930, 1956), в настоящее время представляется сомнительным. На карте типов растительности, составленной А. Т. Реутт (1970 : 260), майнские редколесья не стыкуются с пенжинскими только из-за высоких перевалов. На наш взгляд, майнская тайга является не островной, а краевой.

Различия в растительном покрове двух смежных районов часто обусловлены изменениями рельефа местности. Последние могут быть бóльшие или меньшие, но если они происходят непрерывно, то определить естественные границы конкретной флоры по ее критериям (Толмачев, 1931, 1941, 1970) невозможно. Так, уже в 10 км вниз по Майну от с. Ваеги обнаруживаются некоторые изменения в растительном покрове, обусловленные несколько большей высотой следующего увала. В верхней его части появляются обширные беломошники, местами с куртинами стланика, и беломошные разреженные заросли стланика с редкими лиственницами. На крутом (50—60°) северном склоне к речке в составе редкотравной растительности на щебне найден ряд видов, отсутствующих в окрестностях с. Ваеги (*Parnassia palustris*, *Gentiana barbata*, *Astragalus frigidus*, *Saxifraga nivalis*, *Cystopteris dickieana*, *Minuartia rubella* и др.). Флористическое пополнение в данном случае обусловлено не отсутствием выше по реке подобных склонов, но их большей высотой, а следовательно, иным экологическим потенциалом. Даже в пределах одного и того же склона, постепенно снижающегося, видно, что максимальное число видов приходится на самую высокую часть. На участках с меньшей высотой склона состав видов обедняется.

На склонах к реке и по верхам увалов развиваются прекрасные березняки. Иногда видно, что березняк находится на месте старого пожарища, где еще сохраняются обугленные стволы кедрового стланика, скрытые мощным травостоем. По краям надпойменных террас березняки богаты ивовой порослью с отдельными деревцами ольхи.

Несколько возвышенностей между с. Ваеги и устьем Алгана, выходящих к реке в виде высоких обрывистых склонов, имеют различное строение. Одни образованы рыхлой суглинистой толщей, другие — конгломератом гальки и валунчиков, скрепленных песчаником и окаменевшим

илом, богатыми лигнитами. Рыхлые склоны (например «22 сестрички») интенсивно размываются поверхностным стоком; растительность на них большей частью пионерная, в составе которой встречаются и редкие в районе виды — *Hierochloë odorata*, *Lappula echinata* и *Allium strictum*. Рыхлая толща содержит ископаемые льды, которые подтаивают, способствуя интенсивному разрушению склона. Из этих склонов вымываются остатки мамонтов.

Над обрывистыми участками склонов с выходами песчаников и конгломератов, на высоте 50—60 м над рекой имеются крупные участки с луговой растительностью с уклоном 50°. Среди мезофитов здесь обычны также *Pulsatilla nutalliana* ssp. *multifida*, *Draba cinerea*, *Poa filiculmis* и другие виды «чукотских степей».

Алганские горы естественно представляют множество горных стаций, отсутствующих выше по Майну. Ближайшие к реке горы невысоки (300—400—500 м) и доверху покрыты стлаником, который сильно разрежен на плоских вершинах, где встречаются также кусты и низкие корявые деревца лиственницы с «юбками». Здесь же довольно обычны березка Миддендорфа и ольховник. Стланик растет на вершинах куртинами, которые чередуются с каменными «плешами». В верхних частях склонов гор куртины стланика чередуются с беломошными прогалинами. Слой лишайников здесь таков, что на нем остаются следы, как на снегу.

Береза и рябина поднимаются по южным склонам на высоту до 200—250 м. В широких западинах на склонах развиваются березняки. Золотистый рододендрон встречается на южных склонах гор на весьма значительной высоте, тогда как на склонах северной экспозиции он растет у их подножий.

На крупнокаменистых участках склонов весьма обычны такие чукотские степняки, как *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla anadyrensis*, *Phlojodicarpus* и другие, произрастающие совместно с криоксерофитами — *Silene stenophylla*, *Minuartia arctica* и др. Характерно, что «степняки» были сначала найдены поодиночке и лишь затем обнаружились степоиды. Они были приурочены к северному склону горы на высоте 100 м при уклоне 35°. Покрытие растительности в степоидах составляло в среднем 30—35%. Кроме названных выше видов, в степоидах отмечены *Festuca auriculata*, *Bupleurum triradiatum*, *Artemisia kruhsiana*, *Potentilla nivea*, *Pulsatilla nutalliana* ssp. *multifida*, *Selaginella sibirica*, *Lathyrus pilosus*, *Woodsia ilvensis*, *Dianthus repens* и др. Протяженные участки степоидов окружены куртинами кедрового стланика.

В районе Алганских сопок много засыхающих лиственниц на невысоких горных седловинах и склонах гор. На надпойменных террасах на больших площадях встречаются засыхающие ивняки и ольшанники. Обычно эти заросли заболочены; надо полагать, что усиление заболоченности и приводит к отмиранию кустов. Усыхание лиственниц, вероятно, также обусловлено изменением почвенно-гидрологических условий. Но, по-видимому, в данном районе, т. е. близ географического предела распространения лиственницы, слабые деревья неспособны прожить свой «век» и погибают раньше времени. Сильные деревья, судя по диаметру стволов, живут до 200 лет и более (Овсянников, 1930; Недригайлов, 1936).

Овсянников (1936) считал, что лиственница надвигается на тундру, но вместе с тем не выходит за пределы поймы. Кажется странным, что он не заметил лиственничников на склонах и седловинах Алганских гор, что через несколько лет отметила Тюлина (1936). Что же касается надвигания листвягов на тундру, то прежде всего нужно отметить, что тундры в этом районе нет. Заселение лиственницей сухих ерниковых болот или других участков с низкорослой растительностью — явление локальное. В самом деле, как отметили Овсянников и Тюлина, краевые листвяги на Майне находятся на р. Виске, т. е. приблизительно в 25 км от места слияния Майна и Алгана. Они так и остаются на этом месте до сих пор и не продвинулись по Майну даже на 1 км. В районе Алганских гор площади, занятые листвягами, велики; лиственница растет по всему топо-

логическому профилю, но к северу (как можно видеть с вершины высокой горы) листвяги быстро исчезают. Прекрасное описание разных типов листвягов и их фотографии из района Алганских гор содержатся в работе Тюлиной (1936). Но Алганские горы примечательны не только листвягами. Здесь имеются скалистые обрывы к реке высотой 12—15 м с выходами коренных пород. На этих обрывах обнаруживаются ксероморфные группировки с *Thymus serpyllum* s. l., *Galium verum*, *Sedum cyaneum*, *Silene repens*, *Potentilla anadyrensis*, *Rubus sachalinensis*, *Veronica incana* и т. д. Эти группировки имеют покрытие 40—50%. Они находятся не только на скалах, но и на южных склонах небольших гряд, обращенных перпендикулярно к реке. Здесь появляются, кроме того, можжевельник и *Carex pediformis*. Такой участок можно даже назвать каменисто-степным, поскольку покрытие растительности на нем 90—100%, т. е. надо полагать, что между растениями имеются ценотические отношения.

Наиболее крупные степоиды найдены на западных склонах гор, под которыми проходит крупная и длинная протока Майна. Они имеют площади в сотни квадратных метров. Здесь имеются ранее упомянутые виды, к которым добавляется только *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakovae*. [2] Всего на большом участке насчитывается 25 видов. Степоиды окружены рощицами и куртинами древесных берез и ольховника. Весь склон весьма напоминает плейстоценовый флористический комплекс (по И. М. Крашенинникову, 1939), очевидно, являясь его аналогом. На разных участках степоиды выглядят по-разному, что связано со степенью подвижности субстрата.

В верхних частях горных склонов степоиды сменяются крупнозлаковыми сообществами, в которых встречаются и высокие степняки, например *Galium verum*. И как только в сплошном и высоком злаковом покрове появляется свободное пространство, оно оказывается занятым мелкими степняками, например тимьяном.

Майнские степоиды существуют в районах, где ландшафтную роль играет кедровый стланик, и отчетливо обнаруживают флорогенетическую и даже фитоценотическую связь с бассейнами Пенжины и Омолона.

На западных склонах соседних гор имеются горные березняки из *Betula cajanderi*. Издали они неотличимы от каменных березняков из *B. lanata* в северной Охотии. Подлесок в березняках представляют *B. middendorffii* и *Alnus kamtschatica*. Прогалины приходятся на наиболее крутые (50—60°) участки. Они покрыты сплошными зарослями малины, шиповника и вейника Лангсдорфа высотой 1.5 м.

Флористический состав березняков беден, местами напочвенный ярус почти отсутствует, а лежит мощный слой опада. В нижних частях склонов березы имеют диаметр до 25 см. Здесь же очень крупная рябина и ольха, под которой развит высокий травостой с *Aruncus kamtschaticus*.

То, что показанная специфическая растительность приурочена к западным склонам гор, объясняется их наибольшей континентальностью, поскольку они обращены в глубь материка. В районе этих гор кончаются листвяги и почти одновременно тополевники, но увеличивается роль березняков, которые также исчезают выше устья р. Осиновой. Однако, исчезая близ Майна, тополевники и березняки обнаруживаются по его притокам, в том числе по р. Осиновой, имеющей выработанную долину.

Точно так же, не встречаясь близ Майна, лиственница обнаруживается в удалении от реки. А вдоль реки тянутся сплошной стеной ивняки высотой 2—3 м, которые все чаще прерываются, давая выход к реке болотам.

Последний листвяг найден на Майне приблизительно в 20 км к югу от р. Осиновой и в 10 км от Майна. Массив почти целиком сухой. Единичные живые деревья имеются по краям массива и в ближайшей ложбине между увалами. Однако отдельные деревья видны также на низком перевале ближайшей к востоку цепи гор. Это заставляет вспомнить, что еще в начале нашего века на Анадыре, близ мыса Телеграфического, была

---

[2] Полыни определил А. А. Коробков.

лиственничная роща, которую полностью вырубили (Портенко, 1939; Васильев, 1956). Надо полагать, что деревья, которые видны на перевале, также не последние в северо-восточном направлении, но листвяг, очевидно, краевой. Его совершенно не видно не только с реки, но и с равнины (мы заметили его с помощью бинокля с вершины сопки), так как он хорошо укрыт увалами (хотя и сам находится на увале, но более низком). Площадь листвяга измеряется квадратными километрами. Кустарничково-сфагновый покров здесь ничем не отличается от такового в живых листвягах, и точно так же вечная мерзлота залегает между кочками на глубине 25—30 см. Причина гибели столь крупного массива неясна,[3] и тем более интересно, что вокруг расположены, хотя и одиночные, живые деревья *Larix*, очень похожие на низкие елочки, но иногда достигающие 8 м в высоту. Только по южной стороне листвяга, наиболее низкой на склоне увала, имеется ряд высоких живых деревьев.

По соседству с сухим листвягом на том же увале очень много засохших кустарников. Среди сухих кустов — злаки, растительность, напоминающая растительность пожарища, но следов пожара не обнаружено. Среди злаков обильна также *Carex pallida* и найдена *Corydalis sibirica*.

На отдельных невысоких сопках в этом районе нет степоидов, хотя есть такие виды, как *Dracocephalum palmatum*, *Festuca auriculata* и др. Сопки негусто покрыты кедровым стлаником, который изреживается наверху.

Между увалами в этом районе встречаются характерные залуговелые болота. Хотя в них преобладает *Eriophorum vaginatum*, а среди ив *Salix pulchra* var. *anadyrensis* и *S. myrtilloides*, имеется также много злаков и луговых трав: *Sanguisorba officinalis*, *Galium boreale*, *Gentiana barbata* и др.

С вершины сопок видно, что по сравнению с окрестностями с. Ваеги и Алганских сопок древесно-кустарниковая растительность сильно деградировала. Огромное пространство занимают различные болота, среди которых кустарниковыми зарослями резко обозначены протоки. На болотах вполне обычны кусты ольховника и стланика, встречаются также одиночные крупные (до 10 м) березы. Однако древесно-кустарниковая растительность здесь более характерна для возвышенных элементов рельефа. Кедровый стланик образует бордюр высотой 2—2.5 м вдоль бровки склонов к реке (яров). На низких приречных участках заросли стланика располагаются за ивняковой полосой, тянущейся вдоль галечных или илистых берегов.

Долина р. Осиновой врезана в высокую террасу Майна и, очевидно, имеет собственный более благоприятный для растительности климат; в этом немалую роль играет наличие низкой сопки в верховьях названной речки, создающей укрытие с востока. Таким образом, на фоне общей защиты от морского влияния, которую создают горы, находящиеся в нескольких десятках километров, имеется еще и местное укрытие. В результате растительность долины р. Осиновой сохраняет те черты, которые уже утрачены в долине Майна. На выходе этой долины в долину Майна находится сумрачный ольшанник из *Alnus hirsuta* высотой 8 м и с примесью *Salix udensis*.[4] Выше по речке растут могучие березы и тополя. Большинство берез суховершинные, а некоторые мертвы. На галечниковых террасах встречается тот же набор видов, что и в окрестностях с. Ваеги.

Междуречье Майна и Анадыря ниже протоки Прорвы представляет слабо всхолмленный ландшафт с разбросанными булгунняхами. Возвышенности и террасы мелких речек заняты разреженными зарослями кедрового стланика на болотистой дернине, как и прежде с обилием *Carex globularis*. По краям террасы обычны бордюрные ивняки из *Salix schwerinii* и *S. udensis* с примесью ольховника. Склоны террас в их верхней части

---

[3] Вероятно, именно об этом листвяге «у Осиновой по дороге в Алганскую ярмарку» упоминал Полевой (1915).

[4] Такой же высоты лески только из ивы удской характерны для выходов в долину Майна долин других мелких речек.

заняты разнотравьем (синюха, пижма, ирис, лук, подмаренник и т. д.), в нижней — кочкарником из *Carex appendiculata*.

Ландшафтной особенностью низовьев по сравнению со средней частью Майна являются аласы со множеством озерков и болот. Многие болота залуговелые, с большим обилием вейника Лангсдорфа, нардосмии холодной и *Arctagrostis arundinacea*. Флористический состав сообществ беден, но фитомасса всегда значительная. На небольших возвышениях — куртинные и парковые невысокие ивняки из *Salix pulchra* var. *anadyrensis*. Среди болот выделяются осоковые (с *Carex stans* или с *C. vesicata*), хвощевые (*Equisetum fluviatile*), веховые, разнотравные (с обилием *Rumex aquaticus*). Во флористическом отношении болота в низовьях Майна все еще очень бореальны. На них массовы *Caltha natans*, *Utricularia vulgaris*, таежные виды ежеголовки и рдеста и т. д. На одной сплавине обильна *Naumburgia thyrsiflora* (совершенно неожиданная находка), однако уже появляются обширные площадки кустарничково-моховых сообществ (с голубикой, багульником, ивой красивой, березкой тощей, осокой траурной и зелеными мхами), которые можно считать тундровыми. Но множество тундровых видов в составе этих сообществ еще отсутствует.

Таким образом, в нижнем течении Майна начинается лесотундровый ландшафт, хотя его «лесная компонента» выражена слабо. Еще обнаруживаются рощицы древесной березы, например в 15 км от устья Майна вниз по Анадырю, с рябиной, малиной и т. п.; обширны заросли кедровника, березки Миддендорфа, ольховника камчатского. В нескольких километрах от устья Майна в глубоких западинах на склоне высокой террасы даже в середине августа сохранялись остатки снежников. Это означает, что климат здесь океаничнее, чем выше по реке, но все же он остался более континентальным, чем океаническим, насколько можно судить по особенностям растительного покрова.

В низовьях Майна также есть степоиды. Они занимают крупные песчаные пятна в верхней части первой и второй надпойменных террас (рис. 3). Более крупные по площади степоиды имеют большее покрытие растительности (до 80%) и богаче флористически, чем степоиды с малой площадью, что покажем на следующих примерах.

Видовой состав крупного степоида (рис. 4) включает *Thymus serpyllum* s. l., *Pulsatilla nutalliana* ssp. *multifida*, *Carex pediformis*, *C. obtusata*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Festuca lenensis*, *Poa glauca*, *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakovae*, *A. laciniata*, *Equisetum pratense*, *Stellaria edwardsii*, *Zerna pumpelliana*, *Dianthus repens*, *Lathyrus pilosus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rosa acicularis*. В условиях мелкого степоида (рис. 5) растут те же, что и на предыдущем участке, сон-трава, гвоздика, хвощ, костер, шиповник, кроме того, *Festuca auriculata*, *Arctous alpina*, *Alopecurus pseudobrachystachyus*, *Polemonium boreale*, *Empetrum nigrum*, *Hierochloë alpina*, брусника, шикша (темные пятна).

Все степоиды окружены разреженными зарослями стланика и, по-видимому, с течением времени будут вытеснены ими.

Отдельные степняки встречаются и на высоких сыпучих обрывах на левом берегу Анадыря в составе пионерных ксерофитных группировок.

Многие бореальные виды в низовьях Майна становятся редкими, тем не менее во всех комплексах местообитаний они имеются, т. е. распределяются по всему ландшафту.

Настоящие тундровые участки (с присущей им флорой) появляются в районе с. Отрожного. Здесь отмечено интересное сочетание растительности: на песчаном аллювии речки луговая растительность со степняками (тимьяном, *Galium verum*, *Cerastium arvense*, *Alyssum obovatum*), рядом густые, высокие заросли ольхи и ив, в которых растут герань, крупные полыни, аконит и т. п.; по соседству обнаруживается типичный тундровый участок с голыми пятнами суглинка (настоящих тундровых голых пятен на Майне не было). На этом участке найдено 20 видов, ранее не встречавшихся, но очень характерных для более северо-восточных районов Чукотки (*Dryas octopetala*, *Artemisia glomerata*, *Carex misandra*, *Rhododend-*



Рис. 3. Склон II надпойменной террасы в низовьях Майна. Среди зарослей кедрового стланика видны «плеши» со степоидами.

ron parvifolium, *Thalictrum alpinum*, *Kobresia bellardii* и др.). На других подобных участках найдены, кроме того, иные тундровые виды, а на горных стациях обнаружены *Leontopodium ochroleucum* var. *campestre* и *Scorzonera radiata*. У последнего вида здесь крайнее северо-восточное местонахождение, но эдельвейс оказался местами нередким и встречался регулярно до с. Усть-Белая.

В сочетании с прочими признаками наличие настоящих тундровых участков в этом районе указывает на ландшафтный рубеж весьма крупного ранга.

Обычные тундры тянутся вдоль Анадыря по возвышенным участкам равнины и по увалам, т. е. по таким местоположениям, на которых всего только в 30 км выше по Анадырю (в устье Майна) размещались, как правило, кустарниковые формации. В районе с. Отрожного эти формации занимают наиболее крутые участки увалов или, напротив, впадины с протоками или же речками, где еще встречаются ивовые лески из *Salix udensis*.

Существование тундровых участков в этом районе обусловлено близостью горных цепей. Отдельные сопки в низовьях Майна не способствуют формированию соответствующего местного климата; да и общий климат таков, что на его основе не может возникнуть местный климат, при котором сформировалась бы тундровая растительность.

На пологих южных склонах гор в их нижних частях встречаются характерные горные тундры, в которых сочетаются криоксерофиты (*Silene stenophylla*, *Claytonia arctica* и др.) и термоксерофиты (*Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Silene repens* и др.). Эти тундры с покрытием 30% занимают огромные площади, а на более крутых участках (до 40°) сменяются степоидами со вздутоплодником, змееголовником, ленским типчаком, тимьяном и т. п.

Здесь уже появляются признаки нивальных тундр, которые наиболее отчетливо выражены в районе с. Снежного. Даже в августе только по растительности можно сказать, что название села — неслучайное. Однако местные нивальные тундры — в основном кассиоповые, т. е. такие, которые в более северо-восточных районах являются нивальными в наименьшей степени. Настоящие нивальные виды здесь отсутствуют.

Кедровый стланик в районе с. Снежного уже не обитает в болотах, его нет даже на шлейфах гор, хотя он появляется сразу же, как только шлейф переходит в склон горы, и встречается даже на вершине среди останцов на высоте 400 м.



Рис. 4. Крупный степоид в верхней части ЮВ склона, на высоте 18 м, с углом наклона 35°, покрытие 50—60% (вид вниз по склону); песчаный субстрат сильно нагревается под лучами солнца.



Рис. 5. Мелкий степоид на СВ склоне II надпойменной террасы в низовьях Майна, на высоте 10 м, с углом наклона 5—8°, площадь 6×6 м^2, в окружении стланика, общее покрытие растительности 80%, без лишайников (в основном накипных) — 30%.

На склонах гор распространены дриадовые тундры, хотя дриада впервые встретилась на нашем пути только в районе с. Отрожного, на Майне ее не было даже в, казалось бы, подходящих для нее местообитаниях.

Кустарниковая растительность еще более деградирует. С горы открывается типичный чукотский ландшафт с обилием озер, болот и полосками кустарников вдоль речек. Кедровник нигде не образует труднопроходимых зарослей, как на Майне. Этот ландшафт продолжается до с. Усть-Белая.

Чозенники на р. Белой начинаются уже в 10 км от ее устья. Тополевники здесь отсутствуют, хотя отдельные тополя встречаются, так же как и береза Каяндера. Интересно, что во флоре дельты р. Белой нет ни одного вида, вынесенного рекой из ее верховьев. Эта флора — типично анадырская (для данного района Анадыря). Горные тундры весьма однообразны во флористическом отношении, в них обычны континентальные по типу распространения виды. На склонах, обращенных к реке, распространены кустарниковые формации, но в межгорных долинах на противоположной (по отношению к реке) стороне гор кустарников почти нет. Их сменяют типичные тундры, которые занимают также седловины и нижние части склонов сопок. В этой смене мы вновь усматриваем влияние подступающих с юга горных цепей, в которых формируется неблагоприятный для древесно-кустарниковой растительности климат. Это влияние гор прослеживается от района Анадыря, расположенного против с. Отрожного, до с. Усть-Белая. Оно не распространяется далеко, и если межгорная долина широка, в ней вновь усиливается роль древесно-кустарниковой растительности. Так, чозенники на р. Белой, появившись в 10 км от ее устья, встречаются вверх по этой реке до тех пор, пока долина не суживается. Сочава (1930) указывает на наличие в бассейне р. Белой и тополевников, но сотрудник Института биологических проблем Севера Н. К. Железнов сообщил мне, что на Белой по размерам они не превосходят тополевников в окрестностях с. Маркова, т. е. это в основном мелкие группы деревьев.

Подводя итог, отметим следующее. Район среднего течения Майна представляет краевой участок северной тайги, а не лесотундры, как считает Васильев (1956). Этот участок переходит к зоне лесотундры через парагипсохтонную нетундровую растительность в смысле В. Б. Сочавы (1932). Ее представляют в основном заросли кедрового стланика, которые Б. П. Колесников (1961) рассматривает как «стланиковые темнохвойные леса». Такому взгляду отвечает представление Б. Н. Норина (1961) о том, что к лесотундровому типу растительности должны быть отнесены некоторые типы кустарниковых тундр.

Отнесение сплошных мощных зарослей кедрового стланика к лесному типу растительности, а его разреженных зарослей на эрикоиднокустарничково-моховом напочвенном покрове — к лесотундровому типу (Кожевников, 1976) способствует весьма четкому разграничению соответствующих типов растительного покрова, а также отграничению зоны лесотундры от подзоны кустарниковых тундр на северо-востоке Азии.

Характерно то, что, выйдя за пределы майнской тайги в лесотундру, мы не обнаруживаем сразу тундровых растений чукотской флоры и должны продвинуться еще на несколько десятков километров, чтобы увидеть их. Таким образом, лесотундровая растительность в среднем течении Анадыря делится на полосы: 1) с обилием тундровых видов (хороший индикатор — *Dryas*), 2) без таковых (без *Dryas*).

Северной границы лесотундры в этом путешествии мы не достигли.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Кожевников Ю. П. (1973). Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. Бот. ж., 58, 7.— Кожевников Ю. П. (1976). Типы растительности Чукотки и Анадырского края. В кн.: Биологические проблемы севера, VII симпозиум, ботаника (тез. докл.). — Колесников Б. П. (1961). Растительность. В кн.: Дальний Восток. — Крашенинников И. М. (1939). Основные

пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. В кн.: Советская ботаника, 6—7. — Майдель Г. (1894). Путешествие по северо-восточной части Якутской области в 1868—1870 годах. — Недригайлов С. Н. (1936). О росте леса в Анадырском крае. Тр. Арктич. инст., XL. — Нейштадт М. И., Л. Н. Тюлина. (1936). К истории четвертичной и послечетвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря. Тр. Арктич. инст., XL. — Норин Б. Н. (1961). Что такое лесотундра? Бот. ж., 46, 1. — Овсянников В. Ф. (1930). Поездка в долину р. Анадырь летом 1929 г. — Олсуфьев А. В. (1896). Общий очерк Анадырской округи, ее экономического состояния и быта населения. Зап. Приамурье. Отд. Имп. Русск. геогр. общ., 2, 1. — Полевой П. И. (1915). Анадырский край. — Портенко Л. А. (1939). Фауна Анадырского края. — Реутт А. Т. (1970). Растительность. В кн.: Север дальнего востока. — (Сочава В. Б.) Soczava V. (1930). Das Anadyrgebiet. — Сочава В. Б. (1932). По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. ГГО, LXIV, 4—5. — Сочава В. Б. (1956). Лиственничные леса. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к «Геобот. карте СССР». — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15. — Тюлина Л. Н. (1936). О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. Тр. Арктич. инст., XL.

Институт биологических проблем
севера ДВНЦ АН СССР,
г. Магадан.

Получено 24 X 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 05.58 (55)

The Iranian Journal of Botany. Vol. 1, № 1. Teheran, Ariamehr Botanical Garden, 1976. (Иранский журнал ботаники)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

К относительно немногочисленной группе ботанических журналов, издаваемых в странах Азии, присоединился еще один — первый специальный журнал, публикуемый в Иране. Его издает Ариамерский ботанический сад, основанный в Тегеране в 1969 г. Саду этому, являющемуся государственным учреждением, предназначено стать центром изучения флоры и растительности Ирана. В нем создан исследовательский департамент и имеется гербарий, насчитывающий в настоящее время 22 000 листов. В будущем он должен взять на себя функции Национального гербария страны.

Начав публикацию журнала, Ариамерский ботанический сад поставил себе цель выйти на международную ботаническую арену. Новое издание, посвященное таксономии растений и смежным дисциплинам (география растений, цитология, морфология, анатомия, эмбриология, фитохимия и др.), широко открыто для ученых всех стран, желающих напечатать в нем свои оригинальные работы. Имеются лишь два ограничения. Растения, о которых идет речь в статьях, должны произрастать в Иране или в соседних странах, т. е. в Юго-Западной Азии, а для самих работ обязателен английский язык.

Первый номер нового журнала, вышедший в свет в январе 1976 г. (объемом в 74 страницы), содержит восемь статей, написанных ботаниками Ирана (из Ширазского университета и гербария Министерства земледелия), а также Австрии, Англии и Норвегии. Автором или соавтором пяти статей является известный шведский систематик П. Вендельбо, уже много лет живущий в Тегеране и работающий в Ариамерском ботаническом саду.

Одна из статей посвящена анатомии и таксономии монотипного иранского рода *Zhumeria* (*Labiatae*), другая — анатомии листьев и кариологии *Crocus gilanicus*. Описаны новые таксоны: подвид *Cortusa matthioli* L. ssp. *iranica* Iranshahr et Wendelbo, виды *Corydalis firouzii* Wendelbo и *Dionysia iranshahrii* Wendelbo. Почти половину номера занимают описание растительности и список видов флоры Кавирского заповедного района (авторы статьи К. Х. Рехингер и П. Вендельбо). Статья также содержит диагноз одного нового вида — *Heliotropium kavirense* H. Riedl. Кроме перечисленных статей, в журнале помещены еще аннотированный список иранских папоротников (37 видов) и список видов *Gasteromycetes* Ирана (26 видов, в том числе 6 новых для страны).

Журнал привлекает внимание прекрасным полиграфическим оформлением. Он целиком напечатан на меловой бумаге, статьи сопровождаются многочисленными рисунками высокого качества, в том числе семью цветными фотографиями, великолепно воспроизведенными. Можно отметить только один, но весьма серьезный недостаток в оформлении книжки — страницы ее не сшиты, а склеены так, что из тетради выпадают отдельные листы.

«The Iranian Journal of Botany» намечено издавать одним или двумя томами в год. Второй том предполагается выпустить весной 1977 г.

Новый журнал, публикуемый нашими южными соседями, несомненно заинтересует советских ботаников.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 XI 1976.

УДК 019.941 : 082.2

Probleme der Agrogeobotanik. Wissenschaftliche Beiträge der Martin—Luther Universität Halle—Wittenberg. Halle. 1975. 214 s. 9 Karten, 16 Photo. **(Проблемы агрогеоботаники)**

Z. M. NAZIROVA, B. M. MIRKIN, F. M. KHANOV. (A REVIEW)

Рецензируемый сборник, опубликованный под редакцией Р. Шуберта, В. Хильбека и Э.-Г. Манна, включает полные тексты 33 докладов на международном симпозиуме по агрогеоботанике, который был проведен Университетом им. Мартина Лютера в Галле 10—14 июля 1972 г. В сборнике приводятся также названия четырех докладов, которые были прочитаны на симпозиуме, но не вошли в книгу.

Состоявшийся симпозиум был представительным. В его работе приняли участие ученые из ГДР (H. Balschun, E. Böttner, U. Focke, W. Heinrich, W. Hilbig, F. Jacob, H. Jage, B. Jüttersonke, J. Kudoke, E. Ladwig, E. Lange, E.-G. Mann, H. Mühlberg, J. Pötsch, H. Schlüter, Ch. Schwär, R. Schubert, K. Sieberhein, U. Voigtländer, E. Weinert), Польши (D. Fijałkowski, B. Hojden, Eu. Kuzniewski, J. Rola, Z. Wójcik), СССР (Н. С. Камышев, М. В. Марков, Я. Монствилайте), Чехословакии (Z. Kropač, F. Kühn), Югославии (M. Kojić), Австрии (W. Holzner, A. Kump), Румынии (C. Chirilă, V. Ciocârlan, J. Coste, St. Grigore), Швеции (S. Håkansson).

Круг обсуждаемых проблем был достаточно широк, причем наибольшее число докладов было посвящено проблеме синтаксономии агрофитоценозов (14) и эффектам действия гербицидов (14). О методах картирования ареалов отдельных видов сорных растений и их сообществ было сделано 5 докладов, о взаимоотношениях сорных и культурных растений — одно сообщение; два доклада были посвящены общим аспектам агрофитоценологии.

Эти общие аспекты обсуждались в докладах М. В. Маркова и Н. С. Камышева. Они отметили специфику агрофитоценозов как природно-антропогенных явлений и особенности их как объектов геоботанического изучения. Отметим, что их понимание агрофитоценозов отличается от трактовки этого понятия во всех остальных сообщениях сборника. Марков и Камышев рассматривают агрофитоценоз как однолетнюю группировку, возникающую ежегодно при посеве культурного растения. Прочие авторы, взгляды которых мы будет обсуждать ниже, придерживаются, с нашей точки зрения, плодотворной для теории и практики трактовки агрофитоценоза как многолетнего образования, организованного в первую очередь условиями экотопа и лишь меняющего свои фазы в ходе ротации культур.

Наиболее полно вторая точка зрения развита в серии сообщений о классификации агрофитоценозов, которые в соответствии с принятым объемом понятия именуются сорно-полевыми сообществами. Среди многочисленных докладов на эту тему наиболее выделяются два — Р. Шуберта (R. Schubert) «Принцип классификации сорно-полевых сообществ» и Д. Фиалковского (D. Fijałkowski) «Таксономия сорно-полевых сообществ».

Р. Шуберт большим фактическим материалом (10 000 геоботанических описаний, представляющих растительность полей южной части ГДР) иллюстрирует принципы классификации, основанной на флористических эколого-ценологических группах сорных видов. Выделенные им 33 группы являются индикаторами различных условий местообитаний (реакция почвенного раствора, содержание глины, скелетность, богатство азотом и т. д.). На этой основе Шуберт строит свою синтаксономию, которая включает один класс (Secalietea), два порядка (Secalietalia, Aperetalia), три союза (Caucalidion, Aphanion, Arnoseridion) и 8 ассоциаций. Эта система позволяет вести глубокие теоретические обобщения и оказывается весьма полезной для практики.

Д. Фиалковский подвергает ревизии принятое у сигматистов разделение всех сорно-полевых сообществ на два класса Chenopodietea и Secalinetea (первый класс представляет пропашные, второй — озимые и яровые культуры). Для анализа сходства и различия флористического ядра этих высших единиц синтаксономии сигматистов Фиалковский использовал один из традиционных польских методов — оптическую диаграмму Кульчинского—Чекановского. В качестве исходных данных, которые легли в основу расчета коэффициентов сходства, были взяты не отдельные описания, а списки константных видов по ассоциациям, представляющим оба класса. Количественная оценка показала отсутствие существенных различий среди констант этих классов, что вполне правомерно. Пропашные и яровые культуры сплошь и рядом сменяют друг друга в ходе севооборота, а набор сорных видов определяется в первую очередь условиями эдафической среды. Система обработки почвы может только менять количественное соотношение между сорными видами, что не является при флористическом подходе существенным для определения синтаксономической принадлежности сообщества. Как представляется рецензентам, выполненная ревизия является вполне логичной, так как разделение сорно-полевых сообществ на классы Chenopodietea и Secalinetea противоречило основным теоретическим посылкам сигматизма. В связи с этим несколько удивляет сообщение Е. Ланге (E. Lange) «Сорные растения в раннеисторических находках зерновых растений», где ассоциированность сорных видов в комбинациях Chenopodietea и Secalinetea обосновывается даже историческими находками.

В ряде сообщений излагаются результаты классификации сорно-полевых сообществ различных районов Европы. Так, Ц. Вуйцик (Z. Wójcik) приводит результаты синтаксономического анализа растительности полей Польши, М. Койич (M. Kojić) — Югославии, Ф. Кюн (F. Kühn) — Чехословакии, Ф. Хольцнер (W. Holzner) — Австрии, Х. Яге (H. Jage) — Средней Германии. Румынские ботаники В. Чиокарлан и К. Кирила (V. Ciocârlan и C. Chirilă) не выделяют ассоциаций или иных синтаксономических подразделений, но рассматривают особенности флоры засорителей в зависимости от типа почвы. Х. Шлютер (H. Schlüter) подверг детальному экологическому анализу ассоциацию Aphano-Matricarietum, рассмотрев отношение основных видов к фактору увлажнения почвы.

Высоко оценивая синтаксономическое направление агрогеоботаники, которое было столь широко представлено на симпозиуме и показало редкое единство взглядов ученых разных стран и плодотворность их сотрудничества, трудно удержаться от одного замечания принципиального характера. Все авторы много внимания уделяют индикаторной роли сорных видов, однако ни один из них не приводит результатов количественного объективного изучения зависимости распределения видов и факторов среды. Все материалы сигматистов имеют в своей основе типический отбор, и потому связи видов с факторами среды оказываются завышенными. Было бы чрезвычайно ценным подвергнуть сорно-полевую растительность строгим статистическим методам ординации, так как свойство непрерывности в агрофитоценозах выражено не в меньшей степени, чем в естественной растительности. Априори можно утверждать, что в этом случае число видов, которые рассматриваются как индикаторы, резко уменьшится

и они попадут в категорию эвритопов, выступающих в роли «индикаторного балласта».

Методика и принципы картирования сорно-полевой растительности рассмотрены в работах В. Хильбига и Э.-Г. Манна (W. Hilbig, E.-G. Mann) и З. Кропача (Z. Kropač). В обоих случаях описана одна и та же методика составления «решетчатых» карт: установление наличия вида сорных растений в равных квадратах, на которые разбивается вся территория страны. Размер квадрата при разных масштабах меняется от 10×10 км^2 до 250×250 м^2. Немецкие авторы указывают лишь факт присутствия сорняка, а Кропач в четырехбалльной шкале оценивает его количество.

Безусловно, составление карт для каждого отдельного вида наиболее соответствует индивидуалистической гипотезе и представляет большую ценность как для ботанической географии, так и для организации борьбы с засорением на полях. Индуктивность «решетчатых» карт, когда обследуется каждый квадрат, также является их достоинством. В то же время настораживает игнорирование геоморфологических особенностей территории. Особенно при мелком масштабе в одной клетке решетки могут оказаться и склон горы, и низина. Неизбежно произойдет излишнее усреднение природной обстановки.

Е. Вейнерт (E. Weinert) по результатам ареологического анализа выделяет основные центры происхождения сорных растений средней Европы и показывает сложность спектра географических элементов флоры полей.

Действие гербицидов на различные стороны агрофитоценозов составляет второй после проблемы классификации «центр кристаллизации» интересов агрогеоботаников. В сборнике действие гербицидов рассмотрено с самых разных точек зрения. Э.-Г. Манн опубликовал работу общетеоретического характера, где показал действие гербицидов на агроэкосистему как единое целое. Обсуждаются происходящие под влиянием гербицидов изменения в потоке энергии, проходящей через экосистему, и те сдвиги, которые претерпевают трофические блоки продуцентов, консументов и редуцентов.

Многие авторы — Б. Хойден (B. Hojden), С. Григоре и И. Косте (St. Grigore, J. Coste), Х. Мюльберг (H. Mühlberg), С. Хоканссон (S.Håkansson), Е. Ладвиг (E. Ladwig) — рассматривают биологические эффекты воздействия гербицидов на сорные растения. Обсуждаются тератологические явления (изменения чашечки у *Papaver rhoeas* L.), биологические ритмы сорных растений и наиболее уязвимые фазы их развития, различия реакции экотипов одного и того же вида на гербициды и т. д.

Широко представлен в сборнике и ценологический аспект изучения последствий применения гербицидов. Э. Кузиевский (Eu. Kuzniewski) приводит примеры выпадения характерных видов и утраты сообществами синтаксономических признаков, на основании которых может быть определена их принадлежность к ассоциациям. И. Рола (J. Rola) показывает процесс отбора гербицидами устойчивых к их действию видов сорных растений. На существование устойчивых к гербицидам видов в посевах сахарной свеклы указывает Б. Юттерзонке (B. Jüttersonke), картофеля и кормовой свеклы — И. Петч (J. Pötsch), кукурузы — К. Зиберхайн (K. Sieberhein), лука — Х. Швер и Э. Бютнер (Ch. Schwär, E. Böttner). Я. Монствилайте рассмотрела реакцию на гербициды основных сорных видов в условиях Литвы.

Большой интерес представляет сообщение Х. Бальщуна и Ф. Якоба (H. Balschun, F. Jacob) «Изучение конкуренции между льном и льняными сорняками». Авторы убедительно показывают, что, несмотря на наличие аллелопатии, именно конкурентные отношения определяют соотношение численностей особей культурных растений и сорняков, а роль биохимических взаимовлияний на этом фоне малозначима.

Публикация «Проблем агрогеоботаники» является отрадным событием, которое будет способствовать координации усилий агрофитоценологов в разработке наиболее актуальных проблем этой новой науки. Можно

лишь поблагодарить коллектив ботаников Университета им. Мартина Лютера в Галле за выполненный труд по подготовке к печати этой прекрасно изданной книги.

З. М. Назирова, Б. М. Миркин, Ф. М. Ханов.

Башкирский государственный университет,
Башкирский филиал АН СССР
и
Башкирский государственный пединститут,
г. Уфа.

Получено 25 III 1976.

УДК 019.941 : 63 : 581.9

К. А. Куркин. Системные исследования динамики лугов. «Наука», М., 1976 : 1—284

E. P. MATVEYEVA. *K. A. KURKIN.* SYSTEMIC INVESTIGATIONS OF MEADOW DYNAMICS. 1976

Рассматриваемая книга должна быть отнесена к фундаментальным теоретическим работам, имеющим большое значение для луговедения и луговодства, а также биогеоценологии. В монографии раскрыты закономерности климатогенной изменчивости экологических факторов и их влияние на жизнь биогеоценозов лугов. В связи с этим рассмотрена многосторонняя динамика фитоценозов на видовом, популяционном и ценотическом уровнях. Луговые биогеоценозы показаны как элементы ландшафта и как звенья исторических процессов и смен растительности.

Работа, как и пишет автор, рассчитана на экологов, геоботаников, биоценологов, биогеоценологов, биогеографов, почвоведов и ландшафтоведов.

Книга состоит из Введения и трех разделов. В Введении (стр. 5—18) раскрывается значение системных исследований, а также экзогенных и эндогенных факторов, влияющих на становление биогеоценозов и фитоценозов, приводятся высказывания таких корифеев науки, как В. В. Докучаев, В. И. Вернадский и др., заложивших фундамент системных исследований. Указываются методические и методологические трудности, с которыми встретился автор.

Раздел I «Системные исследования динамики экологических факторов» (19—82) состоит из следующих пяти глав: глава 1 (19—25) «Закономерности многолетних климатических флюктуаций и их воздействия на луговые биогеоценозы». Здесь рассматриваются вопросы адаптации биогеоценозов к климатическим флюктуациям на примере луговых фитоценозов Барабинской низменности. Показаны континентальные, планетарные и космические связи флюктуаций климата, механизм воздействия климатических колебаний на луговые фитоценозы; глава 2 (25—53) «Многолетняя динамика почвенных факторов и их аутэкологических прямодействий на травы»; приводятся сведения о динамике почвенно-грунтовых вод, динамике засоления почв и реакции трав на изменение концентрации солей в почвенных растворах; уделено внимание динамике оглеения почв и сопряженным с ней реакциям многолетних трав в связи с особенностями нитрификации и нитрификаторов, изменению по годам нитрификации и урожайности травостоев; глава 3 (54—63) «Многолетняя динамика светового режима травостоев и ее влияние на состав ценозов»; здесь даны типы реакций травянистых растений на затенение и осветление, методы оценки динамики затенения популяций в различных структурных ярусах ценозов; глава 4 (63—79) «Основные зоосинузии, их многолетняя динамика и их воздействие на динамику фитоценозов и почв»; приведена динамика развития и жизнедеятельности нестадных саранче-

вых и землероющих муравьев и отмечено их влияние на луговые растения и ценозы; глава 5 (79—82) «Типы аутэкологических связей и системно-динамических взаимодействий экологических факторов»; обсуждаются прямодействующие, совместнодействующие, опосредованно влияющие факторы и их типы с учетом динамики фитоценоза.

Раздел II «Системные исследования многолетней изменчивости фитоценозов» (83—199) представлен следующими главами: глава 6 (83—139) «Многолетняя динамика дифференциальных параметров жизненного состояния ценопопуляций (и особей)»; приводятся сведения о динамике мощности (высоты) вегетативных и генеративных побегов и факторах их обусловливающих, выделяются классы, типы и подтипы многолетних изменений генеративности трав; рассмотрены семенное размножение и биологические типы популяций, факторы многолетней динамики семенного размножения, основные биологические типы популяций, гибель всходов и взрослых растений в критических ситуациях, летний и многолетний покой и вызывающие его факторы и покой как способ вегетативного омоложения; глава 7 (140—161) «Многолетняя динамика интегральных параметров „мощности“ ценопопуляций»; выделяются комплексный класс стабильно-флюктуационных изменений с подклассами стабильности (слабовыраженных флюктуаций со стабильным средним уровнем) флюктуаций, осцилляций и класс скачкообразных изменений с подклассами катастроф, взрывов, ложно скачкообразных изменений, а также класс векторизированных изменений с подклассами дигрессий и прогрессий и класс качественных изменений с подклассами исчезновений, инвазий, ложно качественных изменений; выявлены общие закономерности динамики мощности ценопопуляций; глава 8 (161—188) «Биогеоценотический синтез многолетней динамики фитоценозов»; обращается внимание на замкнутость биогеоценозов и факторы конкурентной мощности ценопопуляций, роль эдификаторов в определении состава и динамики ценозов; обсуждаются типы ценотической структуры (синдоминантной, переменно-эдификаторной, полидоминантной) и связь динамики состава ценозов с динамикой экологического режима почв для урожайности сенокосных фитоценозов, рассмотрены факторы и типы многолетней динамики урожайности и циклы климатогенной изменчивости фитоценозов; глава 9 (188—199) «Диагностика системной совокупности прямых и обратных связей биогеоценоза»; дается диагностика «кинетико-диахронических» (анализ—синтез) форм кривых отдельных фитопараметров, «внутренних» (биосубстратных) связей, системообразующих (ценотических) и «внешних» (экологических) связей и ситуаций, системной динамики биогеоценотических ситуаций.

Раздел III «Системно-исторические исследования луговых биогеоценозов» (200—244) включает главу 10 (200—208) «Системно-ландшафтные исследования», посвященную миграционным (воздушным и водным) и средообразующим связям; главу 11 (208—227) «Исторические методы исследования», к числу которых автор относит пыльцевой метод, фитостратиграфию торфяников, биостратиграфию сапропелей; с их помощью выявлены экологически-реликтовые виды (ценопопуляции) луговых фитоценозов, эволюционно-реликтовые, термические, геохимические, реликтовые признаки почв, ландшафтно-реликтовые фито- и биогеоценозы, здесь же обсуждается пространственное моделирование с выявлением эколого- и ландшафтно-генетических рядов, и главу 12 (227—244) «Синтез системных исследований с историческими» (ландшафтно-историческое исследование эволюции луговых биогеоценозов, селектоценогенез, филоценогенез, мутагенный фактор, скорость смен поколений, экологический отбор, фитоценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов).

В Заключении (245—248) автором подводится итог рассмотренным взаимообусловливающим влияниям и связям окружающей среды и биогеоценозов луговой растительности.

Список литературы (249—281), содержащий 776 наименований на русском и 90 на иностранных языках, представляет самостоятельный интерес.

Текст хорошо иллюстрирован графиками и таблицами.

Даже короткий перечень вопросов, рассмотренных в книге К. А. Куркина, показывает их разнообразие, но главное — это обсуждение всех объектов и процессов в тонкой и многообразной внутренней взаимосвязи. Материал книги очень хорошо систематизирован и обоснован данными многолетних исследований конкретных объектов и ситуаций Барабинской лесостепи. Множество иллюстраций подтверждает достоверность теоретических соображений автора. Работа несомненно послужит примером современной научной организации исследований, сбора и обработки материалов на системном уровне.

В целом оценивая работу очень высоко, нельзя, однако, не отметить, что она трудно читается, так как чрезвычайно загромождена сложной терминологией, применение которой не всегда оправдано. Например, на стр. 184, рассматривая типы циклов климатогенной изменчивости фитоценозов, автор использует термин «деструктивно-демутационный», вместо «дигрессионно-демутационный», который предложен Т. А. Работновым (1968), и «равновесно-сменный» — вместо «сукцессионно-флюктуационный»; на стр. 227 вместо привычного понятия «ландшафтно-историческое» — термин «парагенетическое», и т. д. Увлечение автора непривычной терминологией, несомненно, сократит круг читающих и изучающих эту интереснейшую книгу, что может задержать появление новых системных исследований подобного плана.

Следует сделать еще одно частное замечание к стр. 180. Едва ли *Agrostis tenuis* и даже *Achillea millefolium* можно квалифицировать как эксплеренты. Иногда их можно встретить в такой роли, но по своим биологическим и экологическим данным *Agrostis tenuis*, например, обычно выступает как доминант и эдификатор, подавляя своим устойчивым господством другие виды.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VI 1976.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 727.65 (479.24)

ГЕРБАРИИ БАКУ, ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

G. F. AKHUNDOV, R. A. FATALIEV. HERBARIUMS OF BAKU, THEIR HISTORY AND MODERN STATE

До установления советской власти в Азербайджане не было научного ботанического центра. Исследования, проводившиеся на его территории ботаниками Петрограда, Москвы и Тифлиса (ныне Тбилиси), носили эпизодический и случайный характер, причем все сборы вывозились коллекторами.

После 1920 г. картина резко меняется: открываются первые высшие учебные заведения, музеи. В вузах создаются кафедры ботаники с гербариями. В это время начинает свою деятельность Общество обследования и изучения Азербайджана, которое большое место отводило исследованиям в области ботаники. В 1927 г. из Тифлиса в Баку переехал А. А. Гроссгейм. Здесь он возглавил работы по изучению пастбищ, проводившиеся Наркомземом Азербайджанской ССР (Кирпичников и др., 1953). Ботанические исследования, проводившиеся до 1930 г., внесли много нового в познание флоры и растительности республики и разрешили ряд вопросов большого хозяйственного значения.

В 1931 г. Общество обследования и изучения Азербайджана реорганизуется в Азербайджанский государственный научно-исследовательский институт (АзГНИИ). При АзГНИИ с мая 1931 до января 1933 г. существовал Баксектор (заведующий А. А. Гроссгейм) по пересмотру флоры Азербайджана на каучуконосность, организованный Всесоюзным институтом каучука и гуттаперчи. Растения, собранные во время экскурсий по Апшеронскому полуострову и кратковременных поездок в другие районы республики, доставлялись непосредственно в сектор, где и анализировались (Гроссгейм, 1933). Эти сборы фактически заложили основу первой научной коллекции растений в Азербайджане.

В начале 1932 г. на базе Баксектора в АзГНИИ создается секция растительного сырья, которая продолжает существовать под этим названием и после преобразования АзГНИИ в Азербайджанский государственный институт по изучению естественных производительных сил — АзГИЕПС (Гроссгейм, 1934).

В ноябре 1932 г. АзГИЕПС становится Азербайджанским отделением Закавказского филиала Академии наук СССР (АзОЗФАН), а секция растительного сырья — сектором ботаники АзОЗФАН (заведующий А. А. Гроссгейм), где концентрируются ботанические исследования в республике. Сектор состоял из секций флоры, геоботаники, зеленого строительства и охраны природы. В конце того же года постановлением Совнаркома АзССР учреждается Центральный азербайджанский гербарий (ученый хранитель И. И. Карягин), который вошел в состав сектора ботаники.

Первоначально незначительные коллекции Центрального Азербайджанского гербария сложились из сборов, сделанных при обследовании в республике пастбищ (1927—1930 гг.), эфирномасличных и каучуконосных растений (1930—1932 гг.). Спустя два года они выросли в обширное собрание видов флоры Азербайджана и составили около 30 000 инсерированных листов. По этому поводу А. А. Гроссгейм (1935 : 127) писал: «можно смело утверждать, что ни один монограф флоры Кавказа не может пройти в настоящее время мимо этого гербария». В этот период Гроссгейм на основе материалов первого издания «Флоры Кавказа» написал трехтомную «Флору Азербайджана», опубликованную на азербайджанском языке в 1934—1936 гг. и сыгравшую большую роль в подготовке национальных кадров ботаников.

Сектор ботаники АзОЗФАН, представлявший в момент организации (Баксектор АзГНИИ) научно-исследовательскую ячейку из 7 человек, в последующие годы быстро растет и охватывает широкую тематику (Гроссгейм, 1940). В 1934 г. в нагорной части Баку сектор получает территорию для организации ботанического сада, а в 1936 г. преобразовывается в Институт ботаники Азербайджанского филиала АН СССР (АзФАН СССР).

Ежегодные, особенно ранневесенние и позднеосенние экспедиции во все районы республики дали много новых и интересных находок, что позволило довести к 1943 г. коллекцию азербайджанского раздела Гербария до 50 000 инсерированных листов (3500 видов). Гроссгейм (1943 : 72) отмечал: «по полноте охвата флоры Азербайджана

Гербарий значительно превышает соответствующие коллекции, хранящиеся в Кавказском отделе Ботанического института Академии наук СССР в Ленинграде». Общий же коллекционный фонд к этому времени достиг 170 000 листов.

В 1940 г. Институт ботаники имел 102 штатные единицы, из них 30 составляли научный и научно-технический персонал. В августе 1941 г. штат был сокращен до 52 человек и на этом уровне находился до окончания Великой Отечественной войны.

В годы войны Институт ботаники занимался изучением дикорастущих лекарственных и плодово-ягодных растений, выявлением их запасов в республике. В этот период коллекционный фонд раздела азербайджанской флоры Гербария пополнялся главным образом за счет вышеуказанных групп полезных растений. Результаты этих исследований подытожены в работах «Витаминосодержащие растения Азербайджана» (Гроссгейм и др., 1942) и «Лекарственные растения Азербайджана» (Гроссгейм и др., 1942).

В апреле 1945 г. на базе АзФАН СССР создается республиканская Академия наук, и Гербарий (заведующий И. И. Карягин) вошел в состав Института ботаники АН АзССР. Директором института, которому впоследствии было присвоено имя В. Л. Комарова, А. А. Гроссгейм состоял с момента его основания до своего переезда в Ленинград в марте 1947 г. С именем Гроссгейма связано не только основание института, но и создание при нем Гербария, для которого он разработал структуру и методику хранения коллекционного материала. В дальнейшем традиции Гроссгейма в организации гербарного дела продолжил его ученик Карягин, проделавший огромную работу по комплектованию и обогащению гербарного фонда (Ахундов, Прилипко, 1968).

В послевоенные годы начинается интенсивная обработка богатых коллекций Гербария, а также сбор нового материала для восьмитомной «Флоры Азербайджана». С 1950 по 1961 г. Карягин отдал много сил и энергии созданию авторского коллектива и подготовке к печати этого издания. Он был бессменным редактором и одним из самых активных составителей «Флоры», в работе над которой, помимо азербайджанских ботаников, принимали участие Ан. А. Федоров, С. В. Юзепчук, И. А. Линчевский, Е. Г. Победимова, А. И. Пояркова, С. Г. Тамамшян (Ленинград), В. Г. Хржановский (Москва), И. П. Манденова, А. Л. Харадзе, Ш. И. Кутателадзе (Тбилиси).

Издание «Флоры Азербайджана» заложило фундамент дальнейших флористико-систематических исследований в республике, а также сыграло большую роль в ознакомлении широкой ботанической общественности СССР и зарубежных стран с миром высших растений одного из интереснейших регионов Кавказа.

В 1958 г. за плодотворную работу в области систематики растений И. И. Карягин был избран членом-корреспондентом АН АзССР. Позднее по состоянию здоровья он оставил заведование Гербарием, но продолжал активную научную деятельность. Заведующим Гербарием был назначен Г. Ф. Ахундов, который и в настоящее время работает в этой должности.

В 1962 г. при содействии ныне покойного президента АН АзССР Ю. Г. Мамедалиева Институт ботаники получил из Риги гербарные шкафы, в которых были размещены коллекции высших и низших растений.

В 1971 г. Институт ботаники переехал в новое здание, построенное на старой территории ботанического сада, где гербарию отвели место на 4-м этаже. С 1972 г. в соответствии с новой структурой института отдел систематики и географии высших растений стал называться отделом систематики высших растений (заведующий Я. М. Исаев), в состав которого Гербарий вошел на правах лаборатории.

Гербарий высших растений занимает 6 комнат, в которых коллекционный материал хранится в 70 двухсекционных шкафах. Каждая секция состоит из парных звеньев по 10 гнезд в каждом.

В 1975 г. Институт ботаники получил из Венгрии первую партию гербарных металлических шкафов. В отличие от деревянных в них по 6 гнезд в каждом звене. Гнезда широкие, и в них растения размещаются в 2 ряда. Двери плотно закрываются благодаря каучуковой прокладке, чем достигается относительная герметизация. Шкафы сделаны из алюминиевых листов на стальном каркасе. На дверях имеется место для вкладыша, на котором указаны названия семейств и родов.

Растения нашиты и наклеены на плотную бумагу. В пределах вида гербарные листы сгруппированы в отдельных обложках с обозначением границ между родами и семействами. Большинство этикеток напечатано на машинке. Каждый новый образец после монтировки, определения и сверки регистрируется в специальной книге или картотеке и затем поступает на инсерацию. Ежегодно в начале апреля и сентября в гнезда шкафов закладывается нафталин и один раз летом проводится общая дегазация помещений Гербария. Техническую работу выполняет персонал из трех человек.

Гербарий имеет разделы: азербайджанской флоры, справочный, общий и дублетный (обменный фонд); в каждом разделе — отдельная нумерация шкафов, в которых материал расположен по алфавиту (семейства, роды внутри семейств и виды внутри родов), за исключением общего раздела.

Азербайджанский гербарий, занимающий три комнаты, является центральным и включает свыше 90% видового состава флоры республики по всем отделам сосудистых растений. Основу фонда составляют сборы А. А. Гроссгейма, А. А. Колаковского, И. И. Карягина, Л. И. Прилипко, Я. М. Исаева, Р. Я. Рзазаде, Г. Ф. Ахундова, М. А. Рагимова, Н. Л. Гурвич и многих других. В этом разделе имеется книга-указатель семейств, родов и номеров шкафов, в которых они хранятся, а также картотеки. Ареалогическая картотека, основанная Гроссгеймом, в дальнейшем постоянно пополнялась и в настоящее время состоит из 4292 карт (формат 10 × 12 см, масштаб 1 : 4 200 000). На каждой карте точечным методом отмечено распространение

того или иного вида и подвида на территории республики. Совокупность карт представляет собой превосходный систематико-географический каталог растений Азербайджана. Картотека типов и изотипов включает названия 176 таксонов, соответствующие экземпляры которых хранятся отдельно в Гербарии. Картотека эндемов, составленная Г. Ф. Ахундовым, дает информацию о 240 видах.

В трех шкафах хранится справочный гербарий, используемый сотрудниками института, студентами, аспирантами, преподавателями учебных заведений, специалистами лесного и сельского хозяйства и другими посетителями Гербария при определении своих сборов.

Общий раздел Гербария, занимающий две комнаты, включает экземпляры видов флоры Кавказа (кроме Азербайджана), остальной части СССР, Малой Азии, стран Ближнего Востока, Западной Европы, Северной Африки, Северной и Южной Америки. Материал расположен по системе А. Энглера и зарегистрирован в картотеке, насчитывающей около 15 000 названий видов, полученных в порядке обмена.

Материалы дублетного гербария, находящиеся в отдельной комнате, служат основой для обмена, который ведется со многими ботаническими учреждениями СССР и зарубежных стран. В 1933, 1935 и 1937 гг. выпускался «Делектус» обменного фонда (свыше 1200 видов). Материалы, полученные в эти годы главным образом из стран Средиземноморья, Передней Азии и более отдаленных — климатических аналогов Азербайджана, положили начало созданию общего раздела Гербария.

В настоящее время общий фонд всех разделов Гербария с учетом огромного количества необработанного материала составляет около 600 000 листов.

Ежедневная работа персонала Гербария по монтировке и инсерации отмечается в книге с указанием даты, количества листов и названия раздела. Отправляемые и получаемые материалы регистрируются в книге обменов. Имеется книга и для посетителей. В послевоенные годы с материалами азербайджанского раздела Гербария работали Д. И. Сосновский, Б. К. Шишкин, А. Л. Тахтаджян, М. Э. Кирпичников, В. И. Грубов, И. А. Ильинская, А. К. Скворцов, Я. И. Мулкиджанян, З. Т. Артюшенко и другие ботаники. В июле 1975 г. группа участников XII Международного ботанического конгресса, прибывшая в Баку, ознакомилась с материалами флоры Азербайджана.

В плане дальнейшего развития Гербария намечены ежегодное пополнение его фондов новыми сборами из различных районов республики и дублетными экземплярами, получаемыми в порядке обмена; составление картотеки хранящихся видов местной флоры, редких и исчезающих видов; пополнение имеющихся картотек дополнительными справочными данными.

Научную работу в Гербарии проводят сотрудники отдела, которые соответственно специализации курируют материалы по различным таксонам и группам растений: плаунообразные, хвощеобразные и папоротникообразные — А. М. Аскеров, сложноцветные — Р. К. Аскерова, березовые и эндемы — Г. Ф. Ахундов, маревые — Я. М. Исаев, бобовые — Э. Х. Халилов, Р. К. Джавадова, С. А. Зейналова; губоцветные — Ф. А. Ахмедзаде, подорожниковые — В. К. Казанфарова, злаки — С. Г. Мусаев, лилиецветные — И. К. Абдуллаева, древесные двудольные — Р. А. Фаталиев. В последние годы азербайджанский раздел Гербария значительно пополнился новыми материалами по злакам (теперь в республике известно 378 видов из 119 родов), папоротникам (16 семейств, 24 рода и 59 видов) и по флоре Нахичеванской АССР. Установлено, что на территории последней произрастает свыше 2100 видов высших растений, из которых 94 оказались новыми для региона.

При отделе систематики высших растений, кроме гербария, имеются также спотека и палеоботанические коллекции, которые хранятся в специальных шкафах. Споротека (составитель и куратор Р. К. Аскерова) содержит препараты пыльцы сложноцветных (около 400 видов), бобовых, подорожниковых и губоцветных (100 видов). Палеоботанические коллекции (коллектор и куратор Р. А. Фаталиев) включают образцы с макроостатками видов юрской (36 образцов, Дашкесанский район), сарматской (свыше 1300 образцов, Казахский район, правобережье р. Иори) и плиоценовой (106 образцов, Боздагский хребет, окрестности г. Мингечаура) флор Азербайджана.

Гербарий низших растений представлен коллекциями грибов, лишайников и мхов. Впервые в республике микологический гербарий был основан в 1927 г. В. И. Ульянищевым при отделе фитопатологии Азербайджанской станции защиты растений. В связи с реорганизацией научных учреждений в 1931 г. этот гербарий был передан кафедре ботаники Азербайджанского сельскохозяйственного института (г. Кировабад), но он не сохранился. На базе оставшейся части гербария и нового материала в 1935 г. по инициативе Ульянищева был основан микологический гербарий при секторе ботаники АзОЗФАН СССР; в настоящее время он находится при отделе систематики низших растений (заведующий В. И. Ульянищев).

Микологический гербарий (куратор Б. Х. Гусейнова) занимает специальную комнату; в шкафах хранится около 15 000 пакетов с материалом по различным группам грибов, причем наиболее хорошо представлены ржавчинные, головневые, пероноспоровые, мучнисторосяные, агариковые, пикнидиальные и гифальные. Всего насчитывается до 3000 таксонов. Основу фонда составляют материалы, собранные в течение многих лет В. И. Ульянищевым, сотрудниками отдела Т. М. Ахундовым, Н. Е. Каныгиной, Б. Х. Гусейновой, Г. Б. Агаевой, А. С. Садыховым, Ю. И. Гришиной и др. Кроме того, имеются сборы Ульянищева 1941—1944 гг. из Ирана, Пакистана и Индии. При микологическом гербарии ведется общая карто-

тека. Каждая карточка содержит следующие данные: название гриба и питающего растения; номер шкафа, где хранится материал, количество пакетов. Начато составление картотеки по питающим растениям с указанием грибов, паразитирующих на них. В будущем из общей коллекции намечается выделить материал по трутовым и шляпочным грибам. Техническую работу выполняют лаборанты и сотрудники отдела.

Обширные материалы микологического гербария легли в основу многотомного капитального труда «Микофлора Азербайджана», издание которого продолжается. С 1952 по 1967 г. вышли из печати 4 тома, а за первые 3 тома В. И. Ульянищеву была присуждена Ленинская премия 1964 года.

Лихено-бриологический гербарий занимает отдельную комнату; образцы хранятся в пакетах, размещенных в шкафах. Материал расположен по системам А. Цальбрукнера (лишайники) и Флейшера—Бротеруса (мхи). Техническую работу выполняют сотрудники группы лихенобриологии (руководитель Ш. О. Бархалов).

Лихенологический раздел основан Ш. О. Бархаловым в 1936 г. на базе личной коллекции, которая в дальнейшем обогащалась новыми материалами из Азербайджана, Армении, Северного Кавказа и Средней Азии, а также дублетными образцами из Ленинграда, Киева, Минска и Тбилиси. С 1967 г. гербарный фонд значительно пополнился сборами В. С. Новрузова. В настоящее время насчитывается свыше 20 000 образцов, включающих эпифитные, эпилитные, эпигейные и эпифильные лишайники из 123 родов и 41 семейства. Среди них типовые экземпляры 30 новых таксонов Азербайджана. Имеются общая картотека всего хранящегося материала, картотека по лишайникам Кавказа с указанием местонахождения, места хранения, даты сбора и фамилии коллектора, литературных источников. На основе коллекционных материалов опубликованы две монографии (Бархалов, 1969, 1975).

Бриологический раздел, созданный Л. Б. Любарской в 1959 г., включает свыше 6000 образцов, собранных главным образом в Азербайджане, а также в других районах Кавказа и на остальной территории СССР. Ежегодно фонд пополняется материалами новых сборов и дублетными экземплярами, присылаемыми из Ботанического института АН СССР (Ленинград). В разделе хранится более 600 видов листостебельных, печеночных и сфагновых мхов, причем 460 из Азербайджана. Сведения об их таксономическом составе, распространении, экологии и ценотической роли приведены в работе Любарской (1974) и других статьях.

Гербарий Азербайджанского государственного университета, созданный при кафедре ботаники еще в 1920 г., является старейшим в республике и включает ряд интересных и редких растений. В 1935 г. кафедра ботаники была преобразована в три самостоятельные кафедры. Кафедрой морфологии и систематики высших растений заведовал А. А. Гроссгейм, под руководством которого Гербарий стал более интенсивно пополняться новыми материалами.

Гербарий занимает две комнаты; материалы хранятся в трехсекционных шкафах. Техническую работу выполняют лаборанты кафедры морфологии и систематики высших растений (заведующий Д. А. Алиев). Коллекционный фонд составляют сборы А. А. Гроссгейма, М. В. Бржезицкого, И. И. Карягина, Д. А. Шутова, Л. И. Прилипко, Г. А. Ахмедбейли и М. А. Касумова, а также нынешних сотрудников кафедры. В Гербарии имеются справочный (более 4000 листов), общий (более 50 000 листов) и учебный (7200 листов) разделы. Справочный гербарий включает материалы по 1250 видам из 521 рода и 105 семейств. Большой исторический интерес представляют сборы 1886, 1891, 1908, 1911 и 1914—1918 гг. главным образом из Азербайджана. В Гербарии хранятся также материалы по псаммофильно-литоральной (более 1000 листов, 400 видов, коллектор С. Д. Агаджанов) и водно-болотной растительности (1500 листов, 425 видов, коллекторы Д. А. Алиев и Ф. А. Бабаев).

Среди представителей водно-болотной растительности имеются виды, новые для СССР (*Rotala tenella*), Кавказа (*Beckmannia syzigachne*, *Najas graminea*) и Азербайджана (*Nymphaea candida*, *Oenanthe aquatica*, *Vallisneria spiralis*, *Potamogeton alpinus*, *P. praelongus*, *Veronica scutellata*, *Rorippa brachycarpa*).

В Гербариях Баку сосредоточены самые крупные коллекции растений флоры Азербайджана, которые дают информацию об ее таксономическом составе, экологии видов и их географическом распространении. Они являются незаменимыми справочниками и могут служить ценным фактическим материалом при обработке отдельных таксонов, флористическом анализе и для ботанико-географической характеристики более крупных регионов Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Ахундов Г. Ф., Л. И. Прилипко. (1968). Иван Иванович Карягин. Бот. ж., 53, 1. — Бархалов Ш. О. (1969). Листоватые и кустистые лишайники Азербайджана. — Бархалов Ш. О. (1975). Лихенофлора Талыша (общая часть). — Гроссгейм А. А. (1933). Ботаническая жизнь АССР в 1931 году. Тр. АзОЗФАН, сектор бот., 1. — Гроссгейм А. А. (1934). Хроника ботанической жизни в АССР за 1932—33 годы. Тр. АзОЗФАН, сектор бот., 5. — Гроссгейм А. А. (1935). О работе Сектора ботаники АзОЗФАН. Сов. бот., 3. — Гроссгейм А. А. (1940). Развитие ботанической науки в Азербайджане за 20 лет. Изв. АзФАН, 2. — Гроссгейм А. А. (1943). Институт ботаники АзФАН. Изв. АзФАН, 6. — Гроссгейм А. А., Я. М. Исаев, И. И. Карягин, Р. Я. Рзазаде. (1942). Лекарственные растения Азербайджана. — Гроссгейм А. А.,

Я. М. Исаев, Л. И. Прилипко, Д. А. Шутов. (1942). Витаминосодержащие растения Азербайджана. — Кирпичников М. Э., Д. В. Лебедев, Н. В. Смирнова. (1953). Александр Альфонсович Гроссгейм. Материалы к био-библиографии ученых СССР, сер. биол. наук. Ботаника, 4. — Любарская Л. Б. (1974). Листостебельные мхи юго-восточной части Большого Кавказа (Азербайджан).

Г. Ф. Ахундов, Р. А. Фаталиев.

Институт ботаники АН АзССР, г. Баку.

Получено 16 VI 1976.

УДК 002.704.31 [727.65+581.9.0001.2 (571.15) 58.006]

ГЕРБАРИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В АЛТАЙСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

A. V. GALANIN, N. N. ZOLOTUKHIN, L. V. MARINA. HERBARIUM AND PROSPECTS OF FLORISTIC STUDIES IN THE ALTAI RESERVATION

Изучение флоры Восточного Алтая началось в прошлом столетии. Первые сведения о растительном покрове этого края были получены в 1832 г. ботаником Бунге и в 1842 г. географом-путешественником Петром Чихачевым; последующие сборы осуществлялись В. В. Сапожниковым в 1895, П. Н. Крыловым — в 1901 и 1911, В. И. Верещагиным — в 1905, В. И. Барановым и П. П. Поляковым — в 1929 г. (А. В. Куминова. Растительный покров Алтая, 1960). Систематическое же изучение флоры этой территории проводилось в 1934—1935 гг. сотрудниками Алтайского заповедника. В 1938 г. во втором выпуске «Трудов» заповедника был опубликован список растений, включающий 839 видов (М. С. Хомутова, М. В. Золотовский, А. Н. Гончарова. Список растений Алтайского государственного заповедника. Тр. Алтайск. гос. заповедн., 2, 1938). Однако в результате последующего закрытия заповедника гербарный материал был утерян. Лишь часть сборов того времени (дублетный фонд) хранится в Московском университете. Позже флористическое изучение Восточного Алтая практически не проводилось вплоть до 1970 г., когда было вновь начато формирование гербария заповедника.

К настоящему времени в гербарии насчитывается 4000 листов; он хранится на центральной усадьбе заповедника, в пос. Яйлю. Обменный фонд составляет свыше 500 листов. В результате новых сборов флористический список заповедника, составленный в 1938 г., пополнился 130 видами; некоторые из них являются новыми для Горного Алтая: *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt., *Hieracium porphyrii* Schischk. et Serg., *Isoëtes lacustris*, *Amaranthus lividus* L., *Lusula nivalis* (Laest.) Spreng., *Rhodiola pinnatifida* Boriss., *Carex mollissima* Christ., *C. laxa* Wahlb., *C. capillaris* L.

Начиная с 1976 г. коллектив заповедника проводит сплошное комплексное ботанико-географическое исследование территории Восточного Алтая путем выявления и детального анализа флор конкретных ландшафтных районов. В результате запланированных пятилетних работ полные флористические сборы будут проводиться в каждом ландшафтном районе, что позволит выявить распространение видов в пределах изучаемой территории, их роль в различных высотных поясах и типах местообитаний.

В настоящее время гербарий Алтайского заповедника по существу является важнейшим региональным гербарием по Восточному Алтаю, так как сборы, хранящиеся в гербариях Томского университета, Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР (Новосибирск), Московского университета и некоторых других учреждений, немногочисленны и разрозненны; это несомненно затрудняет знакомство и дальнейшее изучение флоры уникального региона, заслуживающего специального внимания флористов и ботанико-географов в связи с его положением на стыке нескольких горных систем: Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного Саяна, гор Тувы и северной Монголии.

Здесь встречаются участки черневой тайги, флористический комплекс которой включает ряд третичных неморальных реликтов, таких как *Asperula odorata* L., *Sanicula europaea* L., *Festuca sylvatica* (Poll.) Vill., *Asarum europaeum* L.

Свыше половины территории Восточного Алтая занимают высокогорные тундры с небольшими вкраплениями субальпийских и альпийских лугов. На юго-востоке заповедника наблюдаются выклинивание лесного пояса и непосредственное смыкание опустыненных степей с высокогорными тундрами. Изучение тундро-степной растительности имеет большое значение при реконструкции растительного покрова перигляциальной зоны, существовавшего в четвертичном периоде в ледниковые эпохи.

Специального изучения заслуживают заносные растения, пути и механизмы их внедрения в мало нарушенный человеком растительный покров. В связи с этим в Гербарии заповедника планируется создание специального отдела заносных растений.

А. В. Галанин, Н. Н. Золотухин, Л. В. Марина.

Алтайский государственный заповедник, Горно-Алтайская автономная область АО.

Получено 29 VI 1976.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны иметь направление от соответствующих учреждений.

К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 25 стр. на машинке, а объем сообщений 15 стр. на машинке. В этот объем входят литература и рисунки.

3. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), напечатанные через два интервала. На машинке ничего не подбивать черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше; римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш»; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания; в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

4. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке. В сноске дается указание, по какому источнику приведены латинские названия.

5. Необходимо отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: О — прописная буква- о — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

6. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам; во всех повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

7. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . .указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . .как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «. . . указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

8. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература». В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; например: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке; например (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дисс.».

9. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится над заголовками таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

10. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2 в круглых скобках или в общем контексте); на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

11. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати резюме. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается реферат, помещенный после заглавия. Размер реферата определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки.

12. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий) и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать 1 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в двух экземплярах.

13. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

14. При рукописи должны быть указаны: точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание.

15. Редакция посылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи.

ИЗВЕЩЕНИЕ

Президиум Всесоюзного Ботанического общества сообщает, что в сентябре 1977 года в г. Кишиневе состоится VI делегатский съезд ВБО.





Рис. 1. Тычиночные соцветия и тычиночные цветки *Carya illinoinensis* (сорт Варрик).

1 — сережки на цветущем побеге, *2* — укороченный побег с тремя сережками, *3* — сережки с цветками во время пыления.

К с. 514



Рис. 3. Пестичное соцветие и пестичные цветки *Carya illinoinensis*.

1 — апикальное положение пестичного соцветия на побеге, сережки удалены, *стрелками* отмечены молодые отгибающиеся листья; 2 — пестичное соцветие в момент цветения; 3 — опыленный цветок, часть сосочков рыльца потемнела.

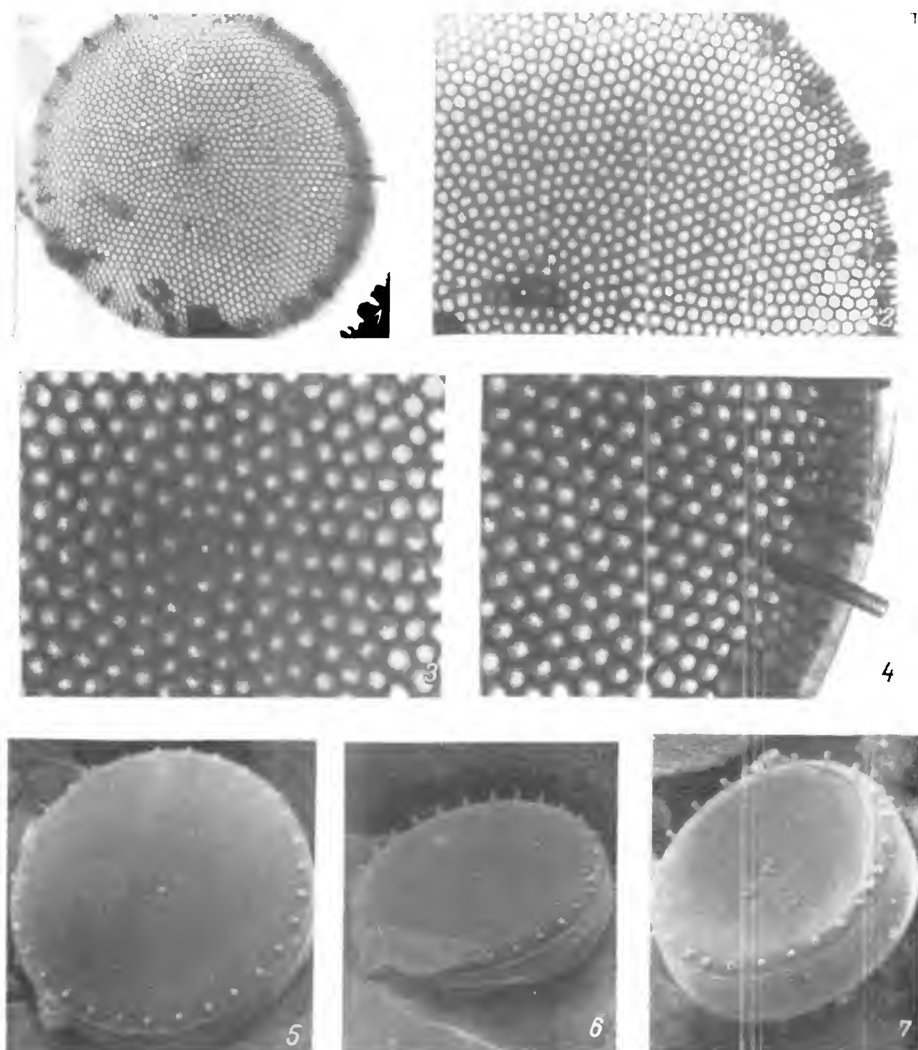


Таблица I

Thalassiosira ordinaria Makar. (ТЭМ, СЭМ).

1 — створка, ×2600; *2* — сектор створки, показывающий расположение ареол и положение подпертых выростов и щелевидного выроста, ×5200; *3* — центральный подпертый вырост, ×9600; *4* — щелевидный вырост, ×9600; *5—7* — панцири (*5* — ×1750, *6* — ×1500, *7* — ×2000).

К с. 537

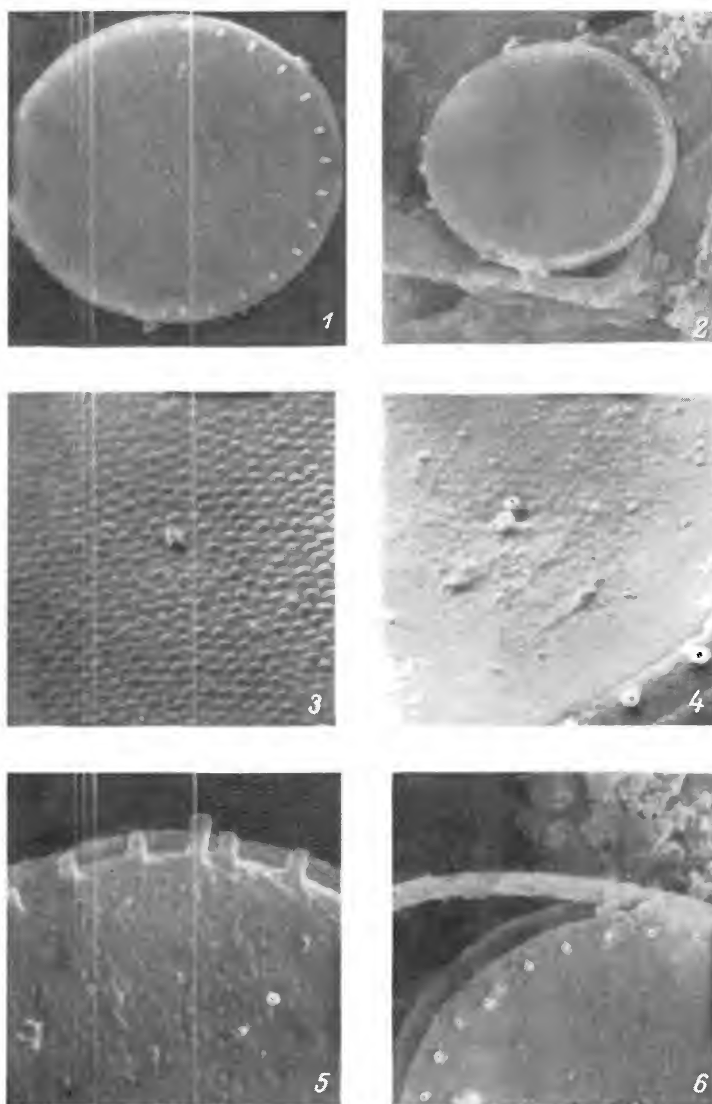


Таблица II

Thalassiosira ordinaria Makar. (СЭМ).

1 — створка снаружи, ×2000; *2* — створка изнутри, ×1500; *3*, *4* — положение центрального (редко двух) подпертого выроста, ×5000; *5* — щелевидный вырост, ×5000; *6* — часть створки с отделяющимся вставочным ободком, ×1500.

К с. 538

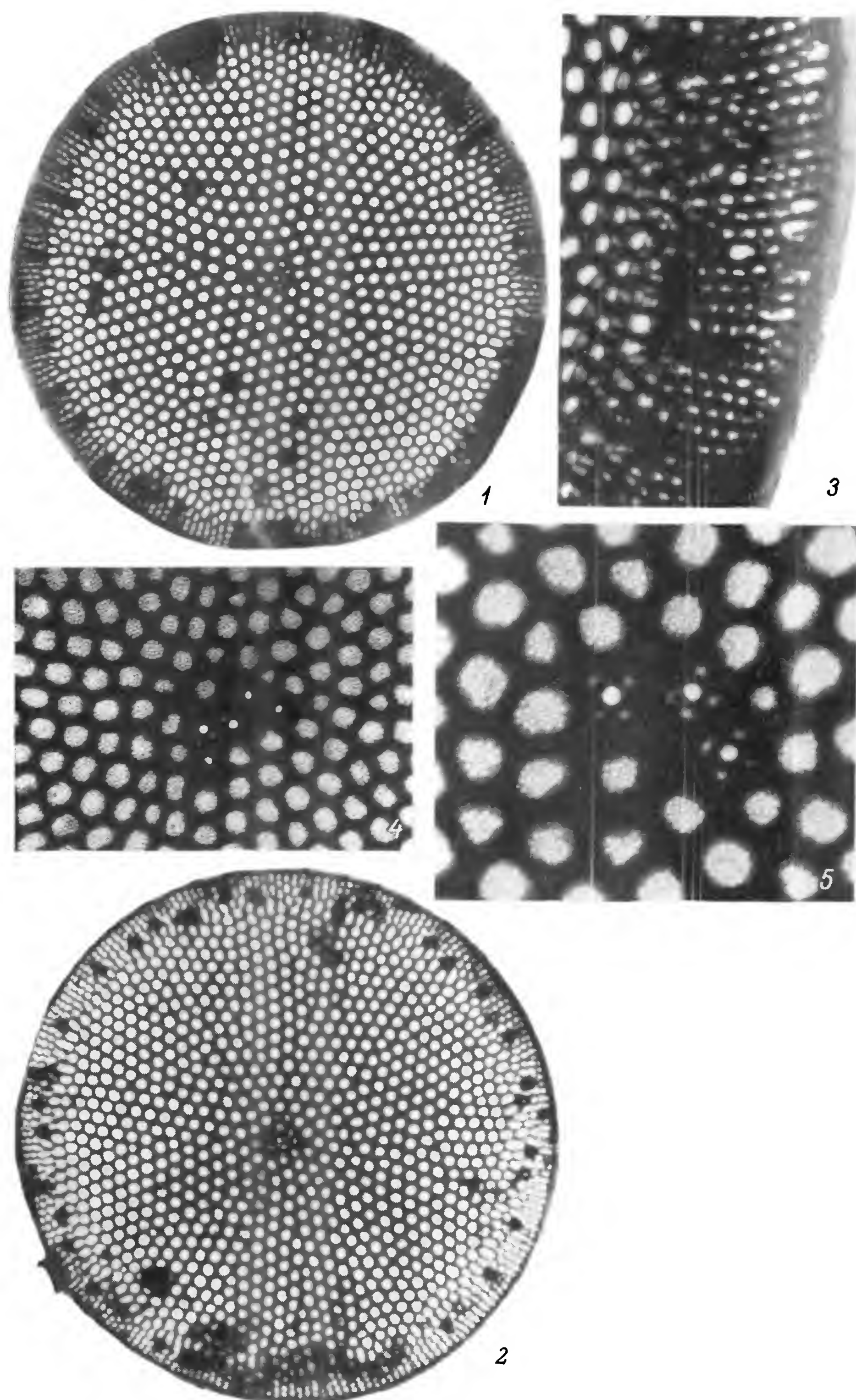


Таблица III

Thalassiosira baltica (Grun.) Ostf. (ТЭМ).

1, *2* — структура створок, ×5100; *3* — структура загиба створки, ×16 000; *4*, *5* — расположение и число центральных подпертых выростов, *4* — ×11 000, *5* — ×16 000.

К с. 538

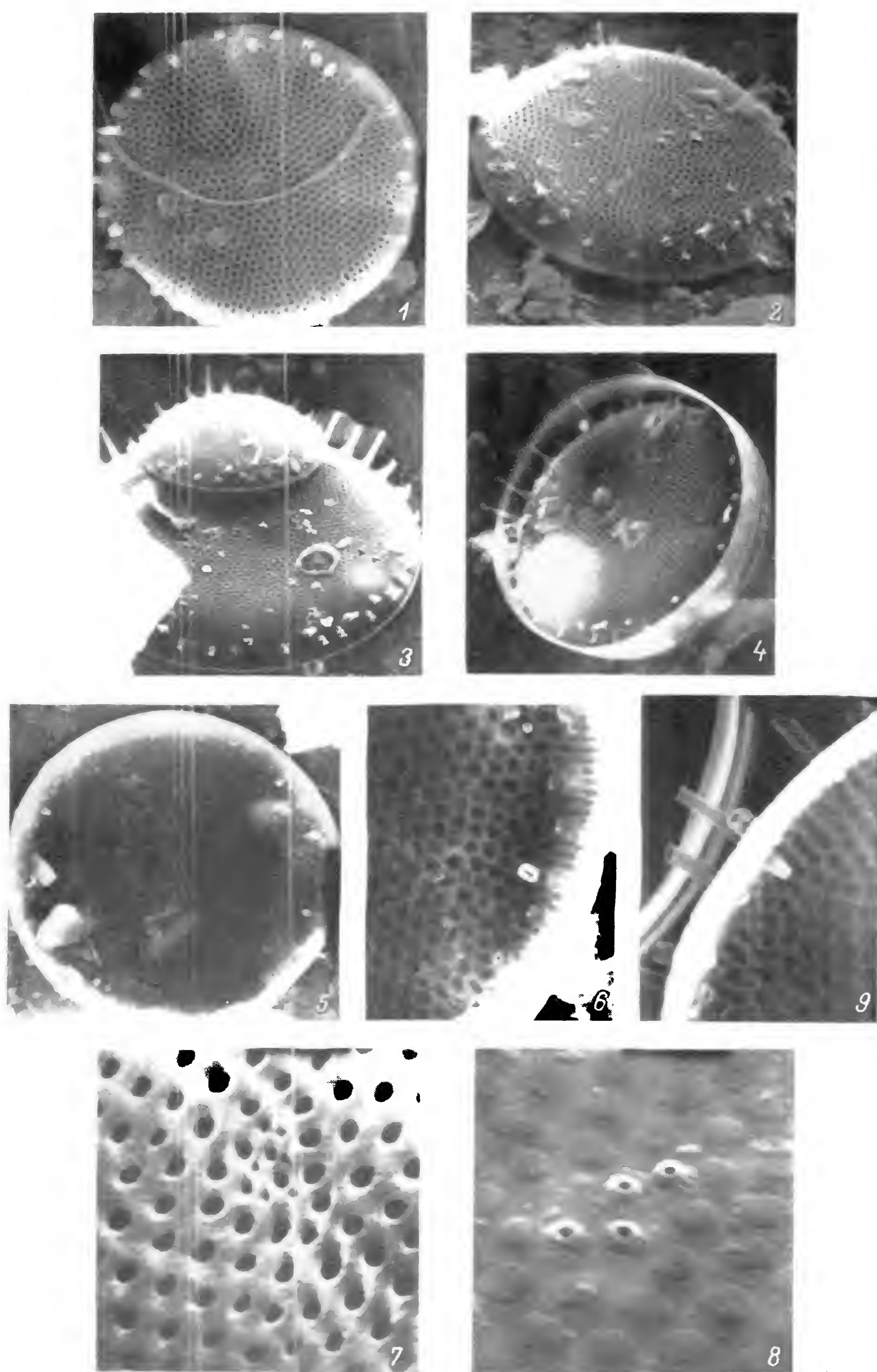
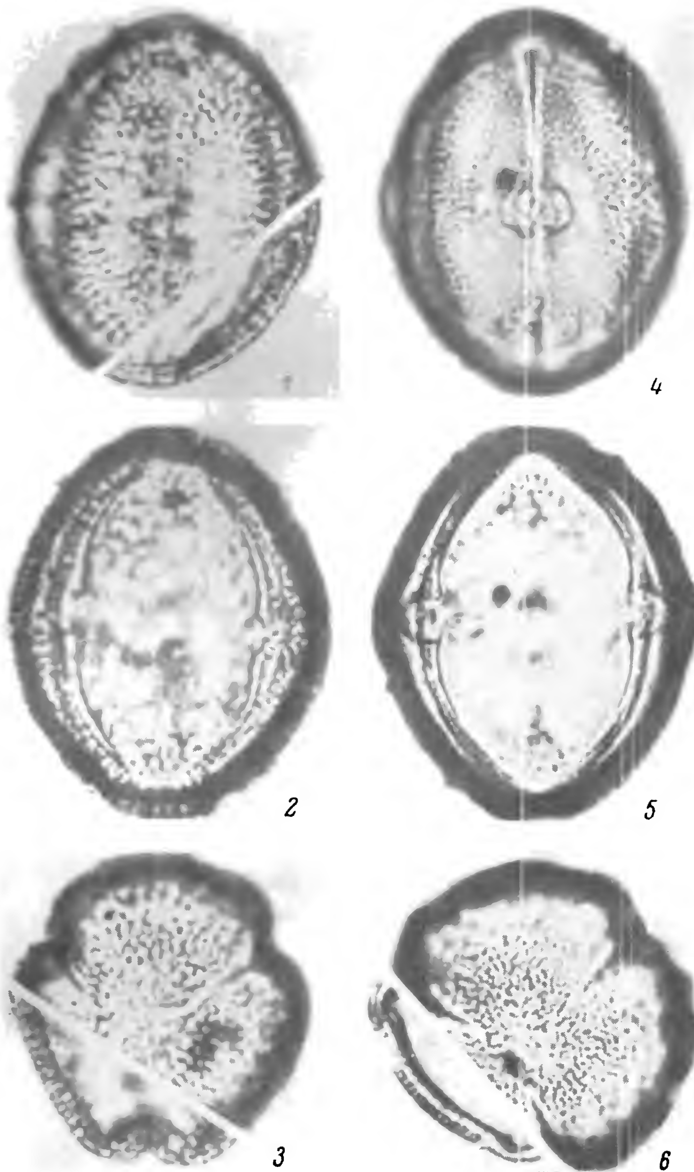


Таблица IV

Thalassiosira baltica (Grun.) Ostf. (СЭМ).

1, 2 — структура створок с наружной стороны, ×2000; *3* — створки с различным диаметром, ×1250; *4* — створка с отошедшим вставочным ободком, ×1500; *5* — структура створки с внутренней стороны, ×2000; *6* — щелевидный вырост с внутренней стороны, ×5000; *7, 8* — подпертые выросты с наружной (*7*) и внутренней (*8*) сторон (*7* — ×10 000, *8* — ×15 000); *9* — щелевидный вырост с наружной и внутренней стороны, ×5000.



1—3 — *Cistus tauricus* **Presl, fossil;** *4—6* — *C. tauricus* **Presl, recent.**

К ст. Л. К. Иванюкович, с. 580

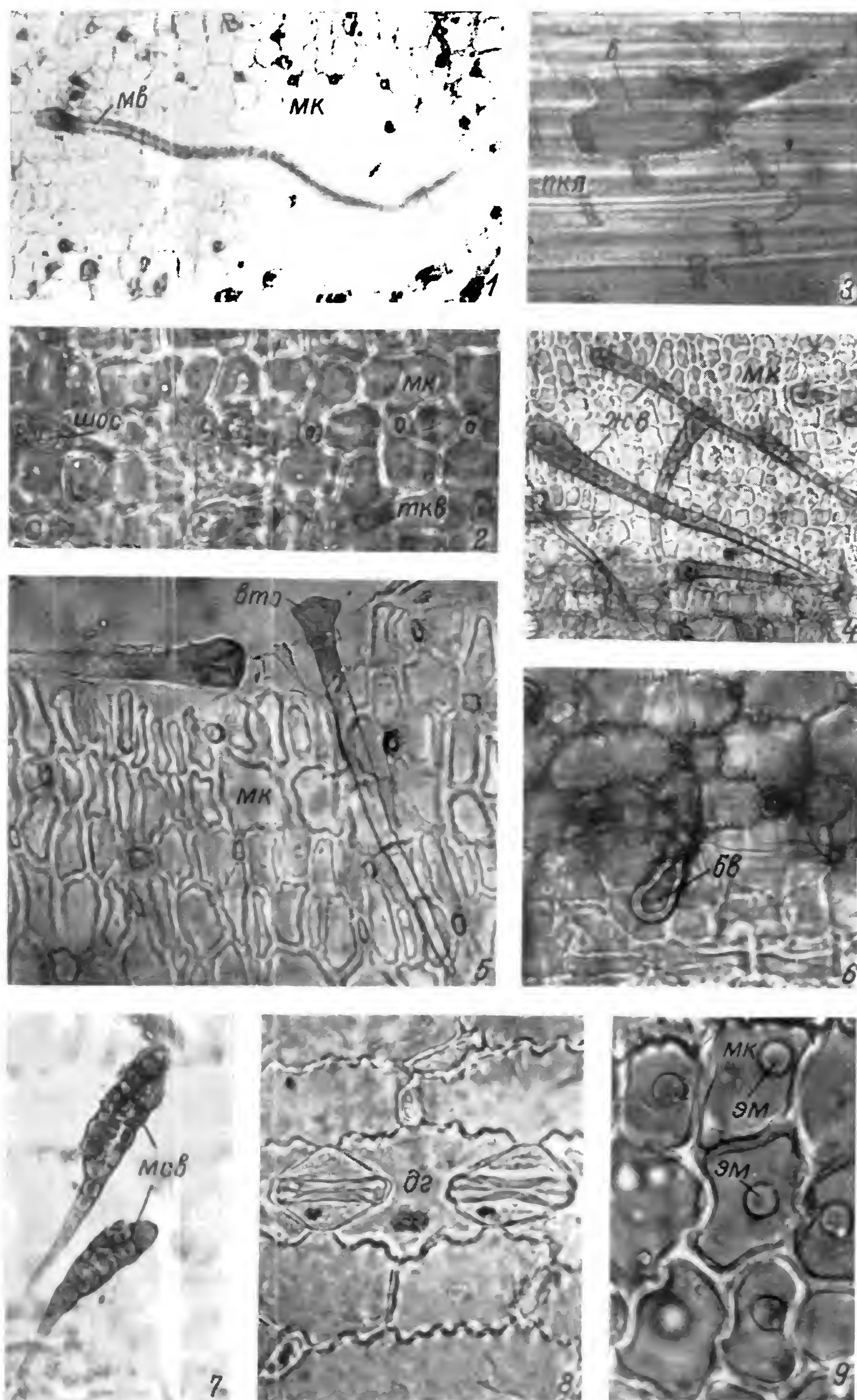


Рис. 2. Морфологические типы волосков листа видов *Sorghum* в зоне моторных клеток.

1 — *S. durra*, к-929; *2* — то же, к-717; *3* — то же, к-753; *4* — то же, к-1206; *5* — *S. caffrorum*, к-1738; *6* — *S. nervosum*, к-2332; *7* — *S. durra*, к-929; *8* — то же, к-2404; *9* — то же, к-2941; *бв* — булавовидный волосок; *в* — волоски с расширенным окремневшим основанием и суженной опробковевшей верхушкой; *вто* — волоски с основанием, контуры которого напоминают треугольник; *дг* — друза глюкозида; *жв* — жесткие волоски; *мв* — мягкие волоски с окремневшим основанием; *мк* — моторные клетки; *мсв* — многоклеточные секреторные волоски; *пкл* — парные клетки; *ткв* — трехклеточные волоски; *шос* — шип с округлым окремневшим основанием; *эм* — эфирные масла в моторных клетках.

Vol. LXII *№ 4*

April, 1977.

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

СОДЕРЖАНИЕ